Beitrag zur Kenntnis der systematischen Gliederung und geographischen Verbreitung der Gattung *Minuartia.*

Von

Joh. Mattfeld.

Einleitung.

Von jeher sind die Caryophyllaceen eine der am meisten vernachlässigten Familien der nördlichen Hemisphäre gewesen. Im wesentlichen knüpfen sich unsere Kenntnisse derselben an die Namen Fenzl und Rohrbach. Das Fehlen auszeichnender Merkmale, die leicht einen Einblick in die natürlichen Verhältnisse gewähren würden, schreckte wohl die meisten zurück. In besonders hohem Grade gilt das für die Gattung *Minuartia* (= *Alsine*). Die bisher einzige Aufzählung der Arten datiert aus dem Jahre 1824, in dem Séringe in DC. Prodr. I. p. 400 die damals bekannten Spezies in buntem Gemisch mit Arenarien, Spergularien u. a. nach durchaus oberflächlichen Merkmalen behandelte. Wenig später (1840 in Endl. Gen.) stellte Fenzl die natürlichen Gruppen fest, ohne indes eine Übersicht über den Gesamtinhalt der Gattung zu geben. So dürfte die vorliegende Arbeit eine kleine Lücke ausfüllen, wenn sie versucht, einen Einblick in die natürlichen Formenkreise von *Minuartia* und deren Entwicklungsgang zu gewinnen. Es ist zunächst die Stellung der Gattung unter den Alsinoideen behandelt worden. Daraus konnte die Umgrenzung der Gattung gewonnen werden, deren Gliederung sodann in allgemeinen Zügen dargestellt wurde. Die Aufzählung der Arten, Gruppen und Sektionen und deren Verbreitung und mutmaßliche Entwicklung gibt das letzte Kapitel[1]. Bei der Vielgestaltigkeit vieler Formenkreise konnte eine auch nur annähernd erschöpfende Darstellung nicht angestrebt werden. Das lag z. T. auch daran, daß die Beschaffung des Materials augenblicklich mit großen Schwierigkeiten verbunden ist und in vielen Fällen geradezu unmöglich wird. Da es der Hauptzweck der Arbeit war, pflanzengeographisch verwertbare systematische Unterlagen zu liefern, also einen Einblick in die

---

1) Hier können aus Raummangel leider nur die beiden ersten Kapitel zum Abdruck gelangen. Eine Aufzählung der Sektionen, Gruppen und Arten erschien bereits in diesen Jahrbüchern Bd. LVII. (1921) Beibl. 126, S. 27—33.

Genetik der Gruppen und Sektionen zu erhalten, so genügte es vorläufig, innerhalb der Arten nur die geographisch gesonderten und hinreichend charakterisierten Sippen zu berücksichtigen, während phänotypische Formen außer acht gelassen werden konnten. Die Grundlage für diese Arbeit lieferte das Herbarium des Botanischen Museums Berlin-Dahlem, dessen Benutzung Herr Geheimrat Engler mir ermöglichte. Hierfür wie auch für seine vielfachen Anregungen und Förderungen bin ich meinem hochverehrten Lehrer zu größtem Dank verpflichtet. Des weiteren erhielt ich die Sammlungen des Botanischen Instituts der Universität Wien, das Herbar von Herrn Prof. R. Beyer und einige Mappen des Herbariums Hausknecht und des Privatherbars von Herrn Prof. Bornmüller zur Durchsicht. Durch Zusendung kleinerer Proben unterstützten mich die Herren Professoren Warming, Braun-Blanquet, v. Degen, Murr und Wilczek. Allen diesen Herren wie auch besonders den Herren Prof. Diels, Graebner und Harms, die mir oftmals ihren Rat liehen, sei auch an dieser Stelle mein bester Dank gesagt.

I. Kapitel.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Alsinoideen-Gattungen.

»Omnia earum (sc. *Alsinearum*) genera, hucusque proposita, sunt mere artificialia«, schreibt Koch in der ersten Auflage seiner Synopsis, und er wiederholt es noch in der dritten Auflage, obwohl er nur die Arten eines beschränkten Gebietes im Auge hat. Dennoch sind die Gattungsgruppen seit Kochs Zeiten bis auf heute dieselben geblieben, wenn auch gewisse Gattungen von anderen Autoren niederer eingeschätzt und als Ganzes einer andern Gattung zugerechnet wurden. Aber die Verwandtschaft der angenommenen Formenkreise untereinander wird von den Bearbeitern je nach der Wertschätzung der einzelnen in Frage kommenden Merkmale sehr verschieden dargestellt. Leider haben die einzigen Forscher, die sich eine eingehendere Kenntnis der *Caryophyllaceen* verschafft hatten — Fenzl, Gay und Rohrbach — nie die von ihnen oft verkündete Monographie herauskommen lassen, und Williams, der sich in neuerer Zeit um die monographische Darstellung mehrerer Gattungen bemüht hat, ist nie in theoretische Erwägung der wichtigen Merkmale eingetreten. Wenn es auch als sicher gelten kann, daß ein endgültiges Ergebnis erst von der genauen Analyse sämtlicher Arten der Erde zu erwarten ist, so ist doch für die Umgrenzung und die Stellung der hier zu behandelnden Gattung eine kurze Besprechung der in Frage kommenden Merkmale notwendig. Doch sei es mir gestattet, zunächst eine kurze historische Übersicht über die Gliederung zu geben, die die *Alsinoideen* von seiten der verschiedenen Autoren erfahren haben.

Wie sich die *Caryophyllaceen* allmählich in der Ansicht der Botaniker

unter Säuberung von den fremden Elementen, die ihnen zuerst beigesellt worden waren, zu einer natürlichen Familie herausgestalteten, hat bereits FENZL in seiner Arbeit über »*Acanthophyllum*« (Annalen d. Wiener Museums d. Naturgesch. I. 1836, S. 35) ausführlich dargestellt, so daß wir seine Umgrenzung der *Alsinoideen*, die seitdem als der natürlichen Verwandtschaft am meisten entsprechend allgemein angenommen ist, zugrunde legen können. Es sei nur erwähnt, daß sich bei LINNÉ (Spec. pl. 1753) die Gattungen auf die Klassen *Triandria*, *Tetrandria*, *Pentandria*, *Octandria* und *Decandria* verteilen. SÉRINGE gibt in De Candolles Prodromus I. 1824, S. 351 keine Einteilung der *Alsineae*. Er achtet die Nebenblätter gering und vereinigt infolgedessen die fünfzähligen *Sagina*-Arten mit *Spergula* und anderseits *Spergularia* und *Arenaria* mit *Alsine* (im Sinne WAHLENBERGS), während er *Queria* und *Minuartia* L. s. str. zu den *Paronychieen* (Bd. III. 1828, S. 365) stellt.

Die erste eingehende Darstellung finden wir bei FENZL (in Endlicher »Genera« 1839, S. 955ff.). Er ordnet *Spergula* und *Spergularia* bei den *Pylocarpeen* ein, die er zu seinen *Paronychieen* stellt. Bei den *Alsineen* wählt er als oberstes Einteilungsprinzip die Dehiszenz der Kapsel. Die *Sabulineae* sind durch ungeteilte Klappen gekennzeichnet, und von ihnen unterscheiden sich die *Merckieae* nur durch die gefächerte Kapsel, während die übrigen Gattungen, die sich durch geteilte Klappen auszeichnen, als *Stellarineae* zusammengefaßt werden. Innerhalb dieser Tribus wird dann erst für die weitere Einteilung die Zahl und Stellung der Karpelle verwendet. Die *Sabulineae* umfassen die *Sagineae* mit isomerem Gynaeceum und vor den Blumenblättern stehenden Griffeln, während die *Eualsineae* die Gattungen mit minderzähligem Ovar enthalten, dessen Griffel aber bei abnormer Isomerie vor den Kelchblättern stehen. Bei den *Stellarineae* verhalten sich, was die Zahl und Stellung der Karpelle anbetrifft, die *Arenarieae* wie die *Eualsineae* und die *Malachieae* wie die *Sagineae*, während die *Cerastieae* bei isomerem Gynaeceum den Sepalen opponierte Karpelle besitzen. SÉRINGES *Querieae* und *Minuartieae* werden von den *Paronychieae* getrennt und diese mit *Alsine* Wahlenb. vereint, jene als besondere Gattung *Queria* zu den *Eualsineae* gestellt. Das Bemerkenswerte an dieser hier kurz dargestellten Gruppierung ist, daß *Sagina* wegen der ungeteilten Kapselklappen für näher mit *Alsine* verwandt gehalten wird als diese mit *Arenaria*, die ihrerseits wiederum in der Nähe von *Stellaria* und *Cerastium* zu stehen kommt.

Diese Einteilung, die also in erster Linie die Dehiszenz der Kapsel als maßgeblich für die Verwandtschaft der Genera betrachtet, ist in viele Florenwerke übergegangen und bis auf heute beibehalten worden, nur daß *Spergula* und *Spergularia* auf Grund verschiedener Bewertung der Nebenblätter des öfteren ihre Stellungen wechselten, worauf hier aber nicht weiter einzugehen ist. So finden wir diese Gruppierung bei DÖLL (Rhei-

nische Flora 1843 und Flora des Großh. Baden 1868), Koch (Synopsis 1837), Ascherson (Fl. der Prov. Brandenburg 1864) und bei Ascherson und Graebner (Fl. d. Nordostdtsch. Flachl. 1898 und Synopsis V 1. 1915). In der weiteren Einteilung findet man dann manche Verschiedenheiten, je nachdem nur die Zahl oder auch die Stellung der Karpelle und andere nebensächliche Merkmale berücksichtigt wurden.

In ganz anderer Weise faßt Reichenbach (Fl. Germ. exc. II. 1832, S. 782) die Verwandtschaftsverhältnisse seiner *Stellarineae* (= *Alsineae* Bartl. und, da er die mit Nebenblättern versehenen Formen zu den *Portulaceen* stellt, auch = *Alsinoideae* A. Br.) auf, indem er zur Charakterisierung der Gruppen ausschließlich die Zahl der Karpelle heranzieht: *Digynae* (*Buffonia*, *Moehringia*), *Trigynae* (*Siebera*, *Cherleria*, *Stellaria*, *Sabulina*, *Arenaria*), *Tetragynae* (*Moenchia*, *Esmarchia*, *Sagina*), *Pentagynae* (*Spergella*, *Malachium*, *Cerastium*). Dieser extremen Auffassung Reichenbachs war aber die Anerkennung versagt. Doch wurde der Gedanke, daß die Karpellzahl der Dehiszenz der Kapsel vorzuziehen sei, von Rohrbach (Fl. Brasiliensis XIV. II. 1867—72) wieder aufgenommen und in Verbindung mit der Stellung der Griffel angewendet, während Nebenblätter und Zahl der Kapselklappen erst in zweiter Linie berücksichtigt werden. Er teilt seine *Arenariae* (= *Alsineae* Bartl. incl. *Sperguleae*) in zwei Gruppen, deren erste *Sagina* und *Spergula* umfaßt, also Gattungen mit vier- und fünfzähliger Quirlzahl und isomerem Gynaeceum, dessen Griffel vor den Petalen stehen, während er in der zweiten Gruppe die Gattungen mit gleichzähligen Fruchtknoten, deren Fruchtblätter vor den Sepalen stehen und die im Ovar oligomeren vereinigt: *Spergularia*, *Arenaria*, *Stellaria* und *Cerastium*.

Diesen Autoren, die einem bestimmten Merkmal, und zwar entweder der Dehiszenz der Kapsel oder der Zahl und Stellung der Karpelle, ein entscheidendes Gewicht bei der Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse beilegen, steht eine andere Gruppe gegenüber, die die beiden angegebenen Merkmale gering achtet. Bentham und Hooker (Genera pl. I. 1862, S. 141) rücken zwar in entschiedener Weise die mit Nebenblättern versehenen Gattungen *Spergula* und *Spergularia* von den übrigen Gattungen ihrer »*Alsineae*« ab, vereinigen aber andererseits wieder *Malachium* mit *Stellaria*, also zwei Gattungen, die sich im Bau des Gynaeceums durchaus verschieden verhalten, und fassen andererseits folgende Gattungen, deren Unterschiede in der Zahl der Kapselklappen liegen, zusammen: *Moehringia*, *Arenaria*, *Gouffeia*, *Lepyrodiclis*, *Alsine*, *Cherleria*, *Honckenya* und *Merckia*. Ihnen folgten im wesentlichen Baillon (Hist. d. pl. IX. 1888, S. 81 ff.) und Bearbeiter englischer und amerikanischer Florenwerke.

Macht sich schon bei Rohrbach und bei Bentham und Hooker das Bestreben bemerkbar, an die Stelle einer »Einteilung« auf Grund eines oder weniger Merkmale ein induktives Aufbauen der *Alsinoideae* aus als ver-

wandt erkannten Gattungsgruppen zu setzen, so wird dieses Prinzip bei Pax (Nat. Pflzf. Bd. III. 1 b. 1899, S. 78) und Engler (Pflanzenwelt Afrikas Bd. III. 1. 1915. S. 158) allein maßgebend. Sie fassen zunächst *Cerastium*, *Stellaria* nnd *Holosteum*, die durch tief geteilte Blumenblätter ausgezeichnet sind, zusammen ued vereinigen die übrigen Gattungen im wesentlichen nach dem Bau des Gynaeceums, wobei die Zahl der Kapselklappen erst in letzter Linie berücksichtigt wird.

Aus dieser historischen Übersicht geht deutlich hervor, wie verschieden die in Frage stehenden Merkmale, die Zahl und die Stellung der Karpelle, die Dehiszenz der Kapsel und das Vorhandensein oder Fehlen von Nebenblättern gewertet wurden, und daß nicht nur in der Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse, sondern auch in der Umgrenzung der Genera große Unsicherheit herrscht. Eine kurze Besprechung und kritische Wertung der Charaktere mag deshalb nicht als überflüssig erscheinen. Wir wenden uns zweckmäßig zuerst zu der Öffnungsweise der Kapsel.

Die Kapseln der *Alsineen* öffnen sich entweder lokulizid (*Minuartia*, *Sagina*, *Colobanthus* u. a.) oder lokulizid und septizid (*Moehringia*, *Arenaria* usw.), während nur septizide Kapseln, die bei einigen *Silenoideen* vorkommen, nur von *Merckia* angegeben werden. Es ist leicht möglich, daß letzterer Angabe ein Irrtum zugrunde liegt, da sich die Kapseln von *Merckia* überhaupt schwer öffnen. Leider konnte sie aus Mangel an Material nicht nachgeprüft werden. Bei allen Arten tritt je ein starkes Gefäßbündel aus der Blütenachse in jedes Fruchtblatt ein, dieses in der Mitte bis zur Spitze durchziehend. An diesem Gefäßbündel entlang differenzieren sich die Zellen heraus, die das spätere Öffnen der Kapsel ermöglichen. Bei Arten feuchter Standorte gehen von diesen medianen Gefäßbündeln feine, sich verzweigende Tracheidenzüge aus, die sich bei *Spergularia marginata* nur im oberen Teile der Fruchtblätter ausbilden und fast senkrecht vom Hauptnerv abzweigen. Bei *Minuartia peploides* hingegen trennt sich bereits am Grunde der Kapsel von dem Hauptgefäßbündel ein Seitenast, von dem zahlreiche feine, die Klappen der Länge nach durchziehende Tracheidenzüge ausgehen. Denselben Bündelverlauf, der hier physiologisch bedingt ist, finden wir bei den Arten wieder, deren Kapseln sich lokulizid und septizid öffnen. Bei *Moehringia* und *Arenaria* läßt sich an Mikrotomserienschnitten und an der abgezupften Kapsel leicht beobachten, daß aus der Blütenachse nur in die Mitte der Karpelle Gefäßbündel eintreten, von denen im basalen Teil der Kapsel nach rechts und links je ein Gefäßbündel zweiter Ordnung abgeht, welches das Karpell in der Querachse bis zur Randebene durchzieht, wo es mit dem Seitenast des Nachbarbündels zusammentrifft. Mit diesem vereint verläuft es nunmehr in der Kommissurallinie bis zur Spitze des Fruchtknotens, so die septizide Dehiszenz der Kapsel ermöglichend. Daneben finden sich zuweilen, z. B. bei *Moehringia muscosa*, noch feine, von dem quer verlaufenden

Bündel ausgehende Tracheidenzüge, die aber schon unterhalb oder wenig über der Mitte der Klappen enden.

Der Kommissuralstrang ist bei septizider Öffnung ständig vorhanden, während er bei nur lokulizid sich öffnenden Kapseln stets fehlt. Nur bei der amerikanischen *Minuartia patula*, die aber auch in sonstiger morphologischer Hinsicht nach *Stellaria* hinzuneigen scheint, kommt er zur Ausbildung. Sind so einerseits Gattungen, die sich, wie *Minuartia* und *Arenaria*, nur durch die Dehiszenz der Kapsel unterscheiden, auch in noch ziemlich jugendlichem Zustande des Fruchtknotens leicht zu erkennen, so ergibt sich doch aus dem Gesagten, daß es sich in der Ausbildung des Kommissuralbündels um ein akzessorisches Merkmal handelt, das durchaus in verschiedenen, nicht näher miteinander verwandten Formenkreisen, also unabhängig voneinander, entstanden sein kann. Wir können ihm also nicht die Wertigkeit beimessen, die für die Trennung von Gattungsgruppen erforderlich wäre. Indessen ist das Merkmal doch so ausgeprägt und so leicht zu erkennen, daß es eine generische Trennung von *Minuartia* und *Arenaria* ermöglicht, wenn nicht etwa ein vergleichendes Studium der gesamten Formenkreise ergeben würde, daß die beiden Gattungen kreuzweise verwandt seien, daß also eine Sektion von *Arenaria* einer Sektion von *Minuartia* näher stünde als den übrigen Sektionen der Gattung *Arenaria*. Aber hierfür fehlt vorläufig jedenfalls jeder Anhaltspunkt. Es muß noch erwähnt werden, daß Vierhapper in einer Arbeit über *Scleranthus* (Östr. Bot. Ztg. Bd. LVII. 1907. S. 47) als Urtyp der Gattung *Minuartia* — aus welchem Grunde, ist nicht ersichtlich — eine Art mit sechsklappiger Kapsel annimmt, daß er also die lokulizide und die septizide Dehiszenzlinie für gleichwertig hält. Doch dürften die oben gegebenen Ausführungen wie auch die Tatsache, daß die septizide Spalte in den meisten Fällen schwächer ausgebildet ist und häufig nur eine Zähnchenbildung bewirkt, die Annahme als sehr wahrscheinlich erscheinen lassen, daß es sich in ihr um eine sekundäre, also um eine relativ spätere Bildung handelt.

Es sei nunmehr die Frage einer kurzen Besprechung unterworfen, ob die Zahl und die Stellung der Fruchtblätter eine größere Beachtung für die Erkennung der Verwandtschaftsverhältnisse verdient als die Dehiszenz der Kapsel. Am häufigsten finden wir bei den *Alsineen* ein fünf- und ein dreizähliges Gynaeceum. Das erstgenannte tritt wiederum in zwei Modifikationen auf. In der einen stehen die Karpelle über den Kelchblättern, während sie in der zweiten den Petalen superponiert sind. Von der Annahme ausgehend, daß der dreizählige Fruchtknoten durch Reduktion aus dem fünfzähligen entstanden sei, könnte man erwarten, daß sowohl das isomer episepale wie auch das alternisepale Gynaeceum Arten mit oligomerem Gynaeceum den Ursprung gegeben habe, und daß sich dieser noch in der Stellung der drei Fruchtblätter würde erkennen lassen. Ein eifriges Suchen ergab jedoch, daß bei normalem Sproßaufbau stets ein Karpell

median nach hinten vor Sepalum 2 fällt, oder doch nur um eine geringe Divergenz von dieser Richtung abweicht, und daß die paarigen schräg nach vorne stehen, während man doch bei Arten, die von einem isomer epipetalen Gynaeceum abgeleitet wären, das unpaare Karpell median nach vorn oder doch vor einem Blumenblatt stehend erwarten sollte. Diese vier Stellungen finden wir tatsächlich in anderen Familien, in schönster Ausbildung z. B. bei den *Lythraceen*, bei denen EICHLER (Blütendiagramme II. S. 476) die Verschiedenheiten auch in der angegebenen Weise deutet. Erst nachdem nach der theoretisch erwarteten Stellung lange gesucht war, wurde mir die Arbeit A. BRAUNS (Flora XXVI. I. 1843, S. 349) bekannt, in der er bei der Erörterung dieser Frage für die *Silenoideae* erwähnt, daß er zu demselben negativen Ergebnis gekommen sei. Von Interesse für unsere Zwecke ist indessen sein Erklärungsversuch der drei angegebenen Karpellstellungen, der von der Annahme ausgeht, daß sämtliche Blütenphyllome spiralig gestellt seien, während stattgehabte Reduktion von vornherein bestritten wird, da diese die geringe Divergenz des unpaaren Fruchtblattes von der Mediane nicht erklären könne, die im andern Falle leicht als geringe Veränderung der Prosenthese zu deuten sei. Er schreibt den *Caryophyllaceen* zwei Fruchtblattzyklen zu, von denen allemal nur der innere ausgebildet sei. Das zweizählige Gynaeceum sei der innere Zyklus der $^1/_2$-, das dreizählige der der $^1/_3$-, das fünfzählige epipetale der der $^2/_5$-Stellung. Auch bei dem pentamer episepalen Gynaeceum sei nur scheinbar der äußere Zyklus ausgebildet, vielmehr beweise das zufällige Auftreten eines sechszähligen Fruchtknotens, daß es sich hier um zwei $^1/_3$-Zyklen handle, die in der normalen Blüte durch einen $^2/_5$-Zyklus ersetzt seien, so daß hier die Fünfzahl nicht auf wahrer Isomerie beruhe, sondern eine »verkappte verdoppelte Oligomerie« sei. Das Bemerkenswerte an dieser Auffassung ist, daß die verschiedenen Fruchtblattzahlen als selbständige Bildungen aufgefaßt und nicht voneinander abgeleitet werden, ferner daß ein Abort ganzer Zyklen angenommen, eine Reduktion innerhalb eines Zyklus aber wenigstens theoretisch abgelehnt wird. Faktisch wird sie aber doch zur Erklärung herangezogen; denn es ist doch wohl dasselbe, ob ich nun sage, zwei $^1/_3$-Zyklen werden durch einen $^2/_5$-Zyklus ersetzt, oder es ist ein Karpell abortiert, und die restlichen fünf müssen sich nach der $^2/_5$-Stellung anordnen. Es sei bemerkt, daß eine Abänderung der Prosenthese eine durchaus nichtssagende Erklärung für die Schiefstellung des unpaaren Fruchtblattes ist, und daß diese anderseits für die Annahme einer Reduktion nicht hinderlich ist; denn wir finden sie nicht nur im dreizähligen, sondern auch im fünfzähligen Gynaeceum. Auch hat EICHLER beobachtet, daß es sich nur um eine Drehung der Karpelle handle, da in der Gefäßbündelstellung keine Drehung wahrzunehmen sei. Weitergehend kann man die Drehung als Fortsetzung der sehr weiten Spirale der Laubblattquirle annehmen, die sich, wie schon N. J. C. MÜLLER (Pringsheims Jahrb. Bd. V.

1866—67, S. 246) festgestellt hat, darin äußert, daß das zweite Blatt eines Quirls dem ersten nicht genau gegenübergestellt, sondern etwas seitlich von der Mediane inseriert ist. Können wir nun zwar dem Erklärungsversuche BRAUNS nicht mehr folgen, so ist doch von Interesse, daß er die Unterschiede im Bau des Gynaeceums für bedeutungsvoll und demzufolge auch die Formenkreise, die darin Verschiedenheiten aufzuweisen haben, für relativ selbständige Bildungen hält.

Im Gegensatz zu BRAUN nimmt DÖLL (Fl. d. Großh. Baden, Bd. III. 1862, S. 1211) an, daß bei den *Caryophyllaceen* bald der innere und bald der äußere Fruchtblattkreis zur Ausbildung komme, und demzufolge muß er den Fruchtknoten einer dreiweibigen *Minuartia* für den inneren Kreis halten. Nun finden wir aber häufig bei *Minuartia* fünf Karpelle ausgebildet, die stets über den Kelchblättern stehen. Es wäre also hier plötzlich der äußere Kreis in Erscheinung getreten, während der normal vorhandene innere völlig unterdrückt wäre, ein Befund, der am besten die aus der Blattstellungstheorie übernommenen Erklärungsversuche als gegenstandslos erscheinen läßt.

Weitere Versuche, die Modifikationen im Bau der isomeren Gynaeceen zu erklären, gehen auf die vorausgehenden Quirle zurück. Aber es findet sich bei den *Caryophyllaceen* weder ein Anhaltspunkt dafür, daß ein Androeceal- oder ein Petalkreis ausgefallen sei, noch läßt sich im Bau des Androeceums ein Unterschied zwischen den Blüten mit epipetalen und denen mit episepalen Fruchtblättern beobachten. Eine Obdiplostemonie ist, was die Stellung der Staubblätter anbetrifft, nicht vorhanden; denn immer wird der episepale Staminalkreis zuerst angelegt; er wächst am schnellsten und verstäubt immer zuerst, wie zahlreiche vergleichende Untersuchungen von A. SCHULZ gelehrt haben. Zustände der Anthese, in deren Verlauf sich die episepalen Staubblätter bereits einwärts gewendet haben, wenn die epipetalen noch weit nach außen stehen, als Obdiplostemonie anzusprechen, wie es bisweilen geschehen ist, ist nicht angängig. Meist scheinen in späteren Stadien alle zehn Staubblätter in einem Zyklus zu stehen, doch decken oft auch die vor den Blumenblättern stehenden ihre Nachbarn. Dies hat seinen Grund darin, daß die episepalen Staubblätter an der Basis mit mehr oder weniger großen Drüsen versehen sind, die aber nicht völlig voneinander isoliert, sondern unterhalb der epipetalen Staubblätter durch das drüsige Diskusgewebe miteinander verbunden sind. Hierdurch allein werden die epipetalen Staubblätter nach außen gedrängt, da ihnen weiter innen der Fruchtknoten im Wege ist.

Im einzelnen finden sich in den Angaben von PAYER (Organographie de la fleur), SCHUMANN (Pringsh. Jahrb. XX. 1889 und Blütenanschluß 1895) und KRAFT (Flora Bd. 109. 1917) über den Ort der Anlage der epipetalen Staminalprimordien zahlreiche Widersprüche, die aufzuklären, nicht der Zweck dieser Arbeit sein kann. Und das um so weniger, als sie für die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Gattungen kaum von Wert sind. Denn die Theorie SCHUMANNS, die die Karpellstellung nur durch die

Kontaktwirkung der Stamina zu erklären versucht, löst das Rätsel nicht wirklich, sondern verschiebt es nur um eine Stufe. Denn die unbedingte Konstanz der Karpellstellung, die sich aus der Beobachtung ergibt, würde — Schumanns Theorie als richtig vorausgesetzt — eine erblich festgelegte konstante Verschiedenheit der Stellung der Staubblätter, wie sie Schumann für das Gynaeceum leugnet, für die betreffenden Gattungen voraussetzen, die ihrerseits einer Erklärung ebenso große Schwierigkeiten bereiten dürfte wie die Stellung der Karpelle. Für die phylogenetische Wertung ist es aber gleichgültig, ob schon die Stellung der Karpiden oder erst die der Stamina erblich fixiert ist, ganz abgesehen davon, daß im letzteren Falle die Stellung der Karpelle durch die schon lange unabänderliche Stellung der Stamina ebenfalls erblich fixiert sein müßte. Wäre die mechanische Kontaktwirkung wirklich die eigentliche Ursache der Verschiedenheiten, so müßten sich beide Stellungen bei einer Art finden, was aber niemals zu beobachten ist; oder es müßten sich Übergänge finden. Für solche hält zwar Kraft die schon mehrfach erwähnte schräge Stellung des Gynaeceums, die aber als Drehung zu deuten ist, auf die die grundsätzlichen Stellungsunterschiede nicht zurückgeführt werden können.

In neuerer Zeit haben Walter, Fiedler und Lüders (Englers Bot. Jahrb. Bd. XXXVII. 1906. XL. 1907. XLIV. 1910) die Caryophyllaceenblüte dahin zu erklären versucht, daß die Petalen und die ihnen opponierten Staubblätter durch seriales Dedoublement aus einem Primordium entstanden seien. Lüders nimmt dabei an, daß die *Sclerantheae* und *Paronychieae* die ursprünglichsten *Caryophyllaceen* sein. Aber schon Vierhapper (l. c.) und Kraft (l. c.) haben erwiesen, und es wird sich weiter unten bei den *Euminuartieae* § *Hispanicae* für die *Sclerantheae* auch noch ergeben, daß diese reduzierte Formenkreise sind, die von den *Caryophyllaceen* mit vollkommenem Diagramm abzuleiten sind. Wenn übrigens Kraft die Priorität dieser Ansicht für sich in Anspruch nimmt und die Gliederung Englers in der 5. Auflage des Syllabus zum Beweise anführt, so hat er übersehen, daß Engler bereits in der 6. Auflage im Jahre 1912, also fünf Jahre vor Kraft die von diesem vertretene Ansicht für die Gliederung der *Caryophyllaceen* angewendet hat. Das, was Lüders für Spaltungen gehalten hat, sind nur Stadien der Reduktion, von der uns in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der *Caryophyllaceen* alle möglichen Stufen begegnen. Entfällt somit der Lüderschen Beweisführung jede Stütze, so sind auch die sich daraus ergebenden Folgerungen für die Stellung der Karpelle hinfällig, zumal auch der für die gesamten *Centrospermen* als einheitlich angenommene Bauplan diese Verschiedenheiten nicht erklären kann.

Überhaupt ist eine direkte Ableitung der *Caryophyllaceen*blüte von dem Diagramm einer der anderen *Centrospermen*familie nicht durchführbar, vielmehr tritt das *Caryophyllaceen*diagramm ziemlich unvermittelt auf. Immerhin könnte man zur Erklärung der Karpellstellungen für den Urtyp des

*Caryophyllaceen*gynaeceums einen Zustand annehmen, wie wir ihn jetzt bei den *Phytolaccaceen* finden, bei denen die Karpellzahl noch sehr variabel ist, aber schon häufig ein zehnzähliger Fruchtknoten vorkommt. Denkt man sich in letzterem einmal die epipetalen, ein andermal nur die episepalen Karpelle abortiert, so ergeben sich die oben für die *Caryophyllaceen* angegebenen Stellungen. Freilich ist auch diese Deutung nur eine theoretische Spekulation, die in unserer Familie vorläufig durch keine Erfahrung begründet werden kann. Aber es gibt, wie Schumann gezeigt hat (Pringsh. Jahrb. XX. 1889, S. 405), bei der *Malvaceen*gattung *Pavonia* ein analoges Beispiel. Sie besitzt zehn Karpelle, von denen immer abwechselnd eins normal ausgebildet und eins bis auf den Griffel reduziert ist. Aber alle zehn Karpelle werden normal angelegt (Payer l. c. Bd. II. Tab. 7, Fig. 10). Nun sind bei einigen Arten nur die epipetalen, bei anderen wieder nur die episepalen Fruchtblätter gut entwickelt, ohne daß eine direkte Ursache für dieses Verhalten zu erkennen wäre.

Fassen wir das oben dargelegte zusammen, so müssen wir gestehen, daß wir nichts Sicheres darüber aussagen können, wie die Unterschiede in der Karpellstellung zustande gekommen sein können. Andererseits lehrt die Erfahrung, daß sie in bestimmten Formenkreisen durchaus konstant sind. Wir müssen also annehmen, daß sie sich aus einem ursprünglich labilen Zustande nachträglich fixiert haben. Die Gattungen, die damit ausgestattet sind, haben wir als gleichwertig nebeneinander stehend zu betrachten, während ihre Beziehungen zueinander verwischt sind.

Kommen wir nun zu der bereits oben angeschnittenen Frage nach der Herleitung des dreizähligen Gynaeceums aus dem fünfzähligen zurück, so sehen wir, daß uns die Stellung der Fruchtblätter keinen Anhaltspunkt gibt. Es läßt sich überhaupt keine dreiweibige Gattung in direkte Beziehung zu einer fünfweibigen bringen. Nur in der durchgehends fünfweibigen Gattung *Cerastium* finden sich einige im Gynaeceum dreizählige Arten, die in allen übrigen Merkmalen so sehr mit den Gattungscharakteren übereinstimmen, daß über ihre Zugehörigkeit zu dem Formenkreis kein Zweifel bestehen kann. Eine Handhabe zur Lösung der Frage, ob es sich bei den dreiweibigen Formen um den fünfweibigen völlig gleichwertige Bildungen handelt, oder ob erstere durch Reduktion aus den letzteren abgeleitet sind und also jüngere Bildungen darstellen, bieten uns die gelegentlichen Abweichungen vom normalen Bauplan. Bei normal dreiweibigen Arten lassen sich manchmal Blüten beobachten, die durch den Besitz von vier oder fünf Karpellen ausgezeichnet sind. Burkill (Journ. Linn. Soc. Bd. 31, 1895, S. 231) zählte zwar unter 5697 Blüten von *Stellaria media* nur je acht mit vier und zwei Griffeln, aber bei *Minuartia verna*, *capillacea*, *laricifolia, peploides* u. a. sieht man oft Individuen, die kaum eine normale Blüte, sondern fast nur solche mit zwei, vier und fünf Karpellen haben. Solche Fälle schwankender Karpellzahl sind in der Literatur häufig

erwähnt (Alboff hat einer im Gynaeceum pentameren *Minuartia imbricata* sogar Artcharakter verliehen!), aber die Stellung der Karpelle, die für phylogenetische Schlüsse vielleicht von Wert werden könnte, ist nur sehr selten angegeben worden. Bei den oben genannten *Minuartien* stehen die fünf Fruchtblätter in sonst normalen Blüten stets über den Kelchblättern. Dasselbe wird auch von andern *Alsineen*gattungen angegeben, sogar für *Spergularia* (Fenzl in Endlicher Genera S. 962), bei der man es — eine Verwandtschaft mit *Spergula* voraussetzend — anders erwarten sollte. Aus diesem Grunde zweifeln Bentham und Hooker Fenzls Angabe auch an. Nur für *Merckia*, die normal ebenfalls mit drei Karpellen ausgestattet ist, gibt Fenzl ein pentamer epipetales Gynaeceum an. Aber diese Gattung bedarf auch aus oben bereits erwähnten Gründen einer gründlichen Nachuntersuchung. Ferner zeichnet E. Kraft (l. c. p. 310, Fig. 37) für *Moehringia trinervia* — normal K 5 C 5 A 5 + 5 G 3 — ein in allen Quirlen tetrameres Diagramm, in dem die Fruchtblätter über den Petalen stehen. Es hat also im Androeceum und in der Blütenhülle ein Abort (Verschmelzung), im Gynaeceum aber eine Vermehrung (Spaltung) der Glieder stattgefunden. Aus derartig vom Typus abweichenden Konstruktionen bindende Schlüsse zu ziehen, ist nicht angängig. Man braucht, um die Erscheinung zu erklären, nur anzunehmen, daß die Spaltung im Gynaeceum in einem andern Sektor stattgefunden hat als die Verschmelzung in den übrigen Quirlen. Auch diese Befunde, die als Rückschlagserscheinungen zu älteren Typen aufzufassen sind, geben uns keinen Anhaltspunkt für die Entscheidung, ob die Reduktion in einem pentamer epipetalen oder episepalen Gynaeceum stattgefunden hat, oder man müßte annehmen, daß nur das letztere zur Bildung eines trimeren Gynaeceums geschritten ist; wohl aber ergeben sie, daß dieses durch Reduktion aus dem pentameren entstanden ist. Die Formenkreise mit einem dreizähligen Fruchtknoten besitzen eine große Selbständigkeit und lassen sich — ausgenommen drei Arten von *Cerastium* — auf fünfweibige nicht zurückführen. *Stellaria* und *Malachium* werden daher zu Unrecht vereint. Es ist hier am Orte, noch kurz auf die Vereinigung von *Malachium aquaticum*, *Stellaria media* und *St. nemorum* zu einer Art einzugehen, die O. Kuntze (Revis. gen. pl. Bd. I. 1891, S. 53) mit einem falsch ausgelegten Zitat Benthams und Hookers (Genera pl. I. p. 149) begründet. Hier heißt es bei *Stellaria*, mit der ohne nähere Begründung *Malachium* vereinigt wird: »Styli etiam in speciminibus indicis saepe 3 et dum 5« (sc. Malachium) »calycis laciniis alterni sunt, nec oppositi«. Hiermit soll nur der Unterschied von *Cerastium* klargelegt werden; es wird aber nicht behauptet, daß in anomal fünfweibigen Blüten echter dreiweibiger *Stellarien* die Karpelle epipetal stehen. Diese finden sich vielmehr, wie schon Fenzl angibt, in solchen Fällen über den Kelchblättern.

Wie steht es nun mit den vier- und zweiweibigen Formenkreisen? Hier liegen die Verhältnisse ganz anders. Vier Karpelle finden wir nur

als Anomalie eines trimeren Gynaeceums in Blüten, die in den übrigen Quirlen fünfzählig sind. Treten sie konstant auf, so sind sie stets von einer Reduktion der äußeren Kreise auf die Vierzahl begleitet. Die in allen Kreisen tetrameren Arten stehen immer in engster Verbindung mit pentameren. Sie haben sich unabhängig voneinander sowohl in Gattungen mit episepalen (*Moenchia*, *Colobanthus*) als auch in solchen mit epipetalen Karpellen (*Sagina*, *Alsinodendron*) herausgebildet.

Das dimere Gynaeceum tritt in zwei Kombinationen auf, aber es läßt seine Beziehungen zu den trimeren in beiden Fällen erkennen. In der Gattung *Arenaria* (inkl. *Brachystemma* und *Lepyrodiclis*) ist es zu der Reduktion des Gynaeceums in sonst pentameren Blüten gekommen, während sie bei *Stellaria* und *Moehringia* mit der Ausbildung einer vierzähligen Hülle Hand in Hand geht.

Es sei noch erwähnt, daß ein trimeres Gynaeceum auch mit tetrameren äußeren Quirlen vereint sein kann (*Minuartia aretioides* und einige *Arenarien*, z. B. *tetraquetra*).

Den Schlüssel für das Verständnis dieser Kombinationen gibt uns die Baumechanik trigyner, im übrigen aber pentamerer Arten, z. B. *Minuartia capillacea*. Es lassen sich bei dieser wie auch bei anderen Arten der Gattung an einem Stock oft die mannigfaltigsten Zusammenstellungen beobachten, von denen uns hier folgende interessieren: K 5 C 5 A 5 + 5 G 4 (2); K 4 C 4 A 5 + 4 (A 4 + 4) G 4 (2, 3). Auch in diesen in allen Kreisen vierzähligen Blüten stehen die Karpelle stets episepal. Daß die angegebenen Kombinationen durch Spaltung bzw. Verschmelzung von Phyllomprimordien entstanden sind, beweisen oft zu beobachtende zweispitzige Kelchblätter, die mit fünf Nerven versehen sind, und noch halb vereinte Griffel. Sie sind zweifelsohne als die Tendenz aufzufassen, das im vegetativen Teil des Sprosses herrschende Bauprinz, das die dekussierte Stellung der Laubblätter ergibt, auch in der Blütenregion zur Geltung zu bringen. Denken wir sie uns konstant geworden, so ergeben sich die oben erwähnten Formenkreise. Diese verdanken also einem bei den gesamten Caryophyllaceen herrschenden Prinzip ihre Entstehung in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen. Dem sie charakterisierenden Merkmal ist daher nicht einmal generische Wertigkeit beizumessen. Auch hier bestätigt eine Ausnahme die Regel. Ein tetramer digyner Formenkreis, der mit *Minuartia* in Verbindung zu bringen ist, hat sich in anderen Merkmalen so eigenartig und zu größerer Mannigfaltigkeit entwickelt, daß er als Gattung (*Buffonia*) anzuerkennen ist.

Als zweites ergibt sich aus den oben angeführten Bautypen, daß die Zahl der Karpelle in größerer Unabhängigkeit von den übrigen Quirlen, die unter sich fester verbunden sind, variiert. Und auch dieser Umstand gibt dem Karpellmerkmal eine größere Bedeutung. Es ist dabei nur der prinzipielle Unterschied zwischen der paarigen und der unpaaren Fruchtblattzahl zu beachten. Jene, bedingt durch erkennbare Ursachen ist von

geringerer, diese, wie zufällig aber in größerer Selbständigkeit auftretend, von hoher Wertigkeit.

Um das Gesagte kurz zusammenzufassen, ergeben sich aus dem Bau des Gynaeceums folgende Richtlinien für die Auffassung der Gattungsverwandtschaften der *Alsineen*:

1. Die Gattungen mit fünfzähligem Gynaeceum sind die relativ ursprünglichsten unter den *Alsinoideen*.

2. Die entgegengesetzten Stellungsverhältnisse der isomeren — episepalen und epipetalen — Gynaeceen können wir zurzeit nicht erklären. Aber es steht fest, daß sie seit langem erblich fixiert sind und in ihren weiteren Entwicklungstendenzen große Selbständigkeit erlangt haben. Über ihre gegenseitige Verwandtschaft können wir nichts aussagen. Es sind die Gattungen: *Cerastium*, *Holosteum*, *Moenchia*, *Malachium*, *Sagina*, *Colobanthus*, *Alsinodendron*.

3. Oligomerie im Gynaeceum ist ein abgeleitetes Stadium. Reduktion auf die Vierzahl erfolgte immer mit einer gleichsinnigen Reduktion in den übrigen Blütenkreisen. Sie ist als die Tendenz, die an den vegetativen Organen herrschenden Stellungsverhältnisse im Blütenbauplan fortzusetzen, aufzufassen. Ihr Zusammenhang mit pentagynen Formenkreisen ist immer erkennbar, und deshalb kommt ihnen keine Gattungswertigkeit zu. Weitere Reduktion auf die Drei- und Zweizahl findet innerhalb dieser Sippen nicht statt.

4. Das dreizählige Gynaeceum hingegen hat eine größere Selbständigkeit erlangt. In den meisten Fällen tritt es in so selbständigen, formenreichen Entwicklungskreisen auf, daß die direkte Ableitung von rezenten Gattungen mit isomerem Gynaeceum nicht mehr möglich ist. Auch bei dreizähligem Fruchtknoten kann eine Reduktion in den übrigen Kreisen der Blüte eintreten. Das beweist die große Selbständigkeit des Gynaeceums, vollzieht sich aber immer im Bereiche der heutigen Gattungen.

5. Die letzte Stufe in der absteigenden Linie der Karpellzahl ist das zweizählige Gynaeceum. Auch dieses bildet sich innerhalb feststehender Sippen aus, so daß ihm keine Gattungswertigkeit zukommt. Es kann in einer im übrigen fünfzähligen Blüte auftreten, oder auch von einer Vierzahl der anderen Kreise begleitet sein. Es ergeben sich also für die Karpellzahl folgende Kreise (ep. = epipetal; es. = episepal):

K 5 G 5 es. —— ? —— K 5 G 5 ep.
(K 5 G 3) ↙ ↓ | | ↓
K 5 G 4 es. ↓ ↓ K 4 G 4 ep.
K 5 G 3
↓ ↘ K 5 G 2
K 4 G 3 ↓
K 4 G 2

6. Sei bemerkt, daß Reduktionsstufen im Androeceum, die zuweilen zur Charakterisierung von Gattungen benutzt worden sind, dazu nicht geeignet sind, da sie unabhängig voneinander fast in jeder Gattung auftreten. Außerdem sind in dieser Beziehung zwei verschiedene Tendenzen, die meist nicht auseinander gehalten werden, zu unterscheiden. Einmal handelt es sich nämlich um einen Abort mehrerer Staubblätter in allen Blüten einer Art (*Stellaria media*, *Minuartia* sect. *Euminuartia* § *Hispanicae* und *Montanae* usw.), während im zweiten Falle durch Verkümmerung eines Teiles oder aller Staubblätter in einem Teile der Blüten gynomonoecische oder gynodioecische Blüten entstehen.

Da die *Sperguleae*, wie wir in der historischen Übersicht bereits sahen, oftmals mit den *Alsineae* und *Spergularia* sogar generisch mit den hier zu behandelnden Formenkreisen vereint wurden, ist es notwendig, noch kurz auf die Natur und Wertung der Nebenblätter einzugehen. Sie treten als interpetiolare Stipeln auf. Fenzl schließt daraus, daß sie selbständige Blattgebilde seien, deren Internodium nicht ausgebildet sei. Gegen diese Auffassung spricht sowohl der ganze Aufbau der *Alsinoideen* als auch der Umstand, daß sich in ihren Achseln niemals Knospen wahrnehmen lassen. Aber auch ihre Natur als echte Nebenblätter zwingt uns, die mit ihnen ausgestatteten Sippen von den übrigen *Alsineen* zu trennen. Diese Auffassung wird dadurch bekräftigt, daß sie sich in der Ausbildung des Suspensors verschieden verhalten, wie Gibbs (Ann. of Bot. Bd. XXI. 1907, S. 25 ff.) beobachtet hat. Während nämlich der Suspensor der *Alsineen* aus einer Reihe von Zellen besteht, deren unterste sehr vergrößert ist, ist letztere bei den *Sperguleen* (*Spergula arvensis* und *Spergularia rubra*) reduziert, dagegen sind die oberen Suspensorzellen einmal längs geteilt, so daß hier der Suspensor aus zwei Zellreihen besteht.

Das Fehlen leicht erkennbarer Merkmale in der Blütenregion läßt es nicht als verwunderlich erscheinen, daß zur Umgrenzung von Gattungen vielfach auch die habituelle Konstitution mit herangezogen wurde. Bedenkt man aber, daß die meisten *Alsineen* schon geringe edaphische Verschiedenheiten mit einer Änderung ihrer Tracht beantworten, so wird man von vornherein annehmen können, daß gleiche Bedingungen auch in verschiedenen Sippen habituelle Konvergenzen zur Folge haben. Hier nur ein Beispiel: Südamerikanische felsbewohnende *Spergularien* gleichen im Habitus so sehr europäischen *Minuartien*, daß nur das Vorhandensein der Nebenblätter ihre Gattungszugehörigkeit verrät. Andererseits kommt bei *Minuartien* (*M. procumbens*, *M. Douglasii*), die ähnliche Standorte besiedeln wie die Mehrzahl der *Spergularien*, auch deren Habitus zur Ausprägung. In diesem Falle erstrecken sich die Konvergenzen nicht nur auf die Tracht, sondern auch auf die sonst so charakteristische Kelchform. Dennoch sind zweifelsohne die von äußeren Einflüssen unabhängigen Merkmale für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse maßgebend.

Stimmen diese überein, so wird man einer durch den Standort hervorgerufenen habituellen Sonderbildung (*Minuartia peploides* und *M. sedoides*) kein allzu großes Gewicht beilegen können, da sich sonst eine weitgehende Gattungsspalterei nicht vermeiden ließe.

Nachtrag nach Abschluß der Arbeit. Fernald kommt in einer Arbeit: The unity of the genus Arenaria (Contrib. from the Gray Herb. n. ser. LVII. 1919. 1) zu dem Schluß, daß *Arenaria*, *Minuartia* (= *Alsine*), *Honckenya*, *Moehringia* und *Merckia* zu einer Gattung zu vereinigen seien. Eine nochmalige Diskussion erübrigt sich nach dem vorhergehenden und dem im nächsten Kapitel folgenden. Es sei nur bemerkt, daß *Arenaria paludicola* Robins. nicht, wie Fernald angibt, ungeteilte, sondern völlig geteilte Klappen hat, wie bereits Briquet gezeigt hat. Fernald meint, der Unterschied im Verhalten der Klappen sei wertlos, da einzelne *Minuartia*-Arten leicht gekerbte Klappen besäßen (z. B. *M. laricifolia*). Es ist aber zu beachten, daß diese Kerbung niemals, wie es bei *Arenaria* stets der Fall ist, von Tracheidenzügen und von der Ausbildung eines Trennungsgewebes begleitet ist, daß im Gegenteil die Epidermiswände meist sehr stark verdickte Wände besitzen, wodurch ein Einreißen an dieser Stelle geradezu unmöglich wird! Es kommt noch hinzu, daß die *Arenarien* auch ohne reife Früchte meist sehr leicht von den *Minuartien* zu unterscheiden sind; denn Kelchformen — und diese sind, wie schon Fenzl erkannte, von großem systematischem Werte — die die Sippen einer Gattung auszeichnen, finden sich in der andern meist nicht. Nicht ohne Wert ist auch die in mancher Beziehung ganz verschiedene geographische Verbreitung und das daraus zu erschließende verschiedene Verhalten im Laufe der Entwicklung. Nebenbei sei noch erwähnt, daß Fernald der *Honckenya* irrtümlich blattachselständige Blüten zuschreibt. Das kommt bei keiner Alsinee vor, die Blüten sind stets(!) terminal. Übernimmt nun nur die Achsel des einen der opponierten Blätter die Fortsetzung des Sprosses, so wird die terminale Blüte nachträglich zur Seite gedrängt und »scheint« der Achsel des anderen Blattes zu entspringen. Daß letzteres aber nicht tatsächlich der Fall ist, lehrt schon der Vergleich weniger Individuen der *Minuartia peploides*.

II. Kapitel.

Morphologische Gliederung der Gattung in Sektionen und Gruppen mit Berücksichtigung ihrer geographischen Verbreitung.

1. Umgrenzung der Gattung.

Im ersten Kapitel konnte festgestellt werden, daß die dreiweibigen *Alsineen*-Gattungen eine gewisse Sonderstellung gegenüber den fünfweibigen einnehmen. Im folgenden wird dieses Ergebnis noch dadurch eine wesent-

liche Stütze erhalten, daß die Grenzen zwischen *Minuartia* und *Stellaria*, die wir vom Standpunkt des europäischen Floristen für eine nahe Verwandte von *Cerastium* zu halten gewohnt sind, in Nord- und Mittelamerika verwischt werden, so daß ein amerikanischer Florist bei *Stellaria* schreiben kann: »A genus conveniently but somewhat artificially separated from Arenaria ...« (Robinson in Proc. Am. Akad. Sc. XXIX. 1894, S. 281). Dennoch lassen sich die betreffenden Arten (Sekt. *Hymenella* und *Uninerviae*), die die mehr oder weniger gespaltenen Blumenblätter und zum Teil auch den Habitus mit *Stellaria* gemeinsam haben, an der dreiklappigen Kapsel und der Annäherung an typische Formen leicht als Angehörige der *Minuartia* erkennen. Die Grenzen gegen die übrigen dreiweibigen Gattungen sind bereits festgelegt worden. Es sei nur noch erwähnt, daß *Dolophragma* und *Merckia* wenigstens an der Basis gefächerte Fruchtknoten haben, und daß die auf den Sandwichinseln endemische Gattung *Schiedea* leicht an den die Blumenblätter korrelativ ersetzenden petaloiden Drüsenschuppen erkannt werden kann. Dieses Merkmal wird zu Unrecht auch für die Charakterisierung der Linnéschen Gattung *Queria* neben der Monospermie benutzt. Aber *Queria* hat, wie die morphologische Untersuchung lehrt und die Entwicklungsgeschichte bestätigt (E. Kraft in Flora N. F. IX. 1917, S. 318), echte Petalen, während die Diskusdrüsen nichts Fremdes aufzuweisen haben. Und da auch die Reduktion der Samen bis auf die Einzahl nur das Extrem eines Vorganges darstellt, der sich in der Sect. *Euminuartia* § *Hispanicae* beobachten läßt, ist zwischen *Queria* und *Minuartia* kein trennendes Merkmal — nicht einmal der Habitus — mehr vorhanden, so daß *Queria* mit der eben genannten Gruppe vereinigt werden muß, wie am gegebenen Ort noch weiter zu begründen sein wird. Was nun die *Psammophilae* anbetrifft, die von Gay und neuerdings auch von Williams als Gattung *Rhodalsine* abgetrennt werden, so hat sich im Laufe der Untersuchung herausgestellt, daß das entscheidende Merkmal der anliegenden Keimblätter auch der *M. picta* zukommt, während bei einigen Arten der Sektionen *Uninerviae* und *Euminuartia* Mittelstufen zwischen anliegend und aufliegend zu beobachten sind. So ist auch die Einbeziehung der Gattung *Rhodalsine* gerechtfertigt. *Cherleria* L. sondert nichts, *Honckenya* Ehrh. nur der Habitus von der Masse der *Minuartien*, so daß auch diese Gattungen nicht beibehalten werden können. Demnach umfaßt *Minuartia* in dem hier angenommenen Sinne *Arenaria* L. exp. *Minuartia* L., *Cherleria* L., *Queria* L., *Honckenya* Ehrh., *Rhodalsine* Gay, *Greniera* Gay, *Siebera* Schrad., *Hymenella* Moç. et Sess., wenn wir von den Gattungen Reichenbachs absehen, die den Sektionen Fenzls entsprechen.

Nomenklatur. Die Nomenklatur der Gattung ist oft eingehend genug behandelt worden (Hiern in Journ. of Bot. XXXVII. 1899, p. 321; Schinz u. Thellung in Bull. Herb. Boiss 2. sér. VII. 1907, p. 402; Briquet, Prodr. Flore de Corse I. 1910, p. 529; Graebner in A. u. G. Syn. V. 1. 1918, p. 699;

Fernald in Contrib. from the Gray Herb. n. ser. LVII. 1919, p. 7; Sprague in Kew. Bull. 1920, p. 308), so daß hier von einer Darstellung abgesehen werden kann. Es geht daraus hervor, daß sich der Name *Alsine* bei strenger Durchführung der Wiener Nomenklaturregeln nicht aufrecht erhalten läßt. Andererseits könnte man ihn aber auch damit verteidigen, daß Linnés Gattungen, so weit sie heute zu den *Alsinoideen* gerechnet werden, überhaupt sehr unnatürliche waren, und daß die Grenzen erst allmählich der Wirklichkeit angepaßt wurden. Die Autoren nun, die dieses besorgten, benutzten Linné nicht so ausschließlich als letzte Instanz wie wir heute, sondern nahmen auch aus älteren Arbeiten das, was diese besser brachten als Linné, konnten also auch die Namen mit anderer Umgrenzung benutzen. Haller (Stirp. Helv. I. 1768, p. 381) und Crantz (Inst. II. 1766, S. 404) gebrauchten *Alsine* etwa in demselben Sinne wie Linné den Namen *Arenaria*. Gärtner (De fruct. II. 1791, p. 223) und Wahlenberg (Fl. Lappon. 1812, p. 127) waren demnach berechtigt für einen Teil der aufgespaltenen Gattung den Namen *Alsine* zu wählen. Entspricht nun zwar dieser Name mehr der historischen Entwicklung, so ist andererseits *Minuartia* nach dem eigentlichen Sinn der Nomenklatur, zweckmäßig zu sein, wie auch nach den nun einmal unentbehrlichen Regeln mehr vorzuziehen. Unter diesen Umständen ist *Alsine* vollständig zu unterdrücken. Die Anwendung des Namens für *Stellaria*, wie es die amerikanischen Botaniker aus Gründen der Platzpriorität jetzt halten, oder für *Sagina* (Druce in Proc. Linn. Soc. 1907, p. 77) schafft solche Verwirrung in der Nomenklatur, daß der Zweck einer leichten Verständlichkeit völlig in Frage gestellt ist. Über die Unhaltbarkeit des Namens *Alsinopsis* Small für *Minuartia* vgl. Fernald in Contrib. from the Gray Herb. n. ser. no. LVII 1919, p. 9.

2. Historische Übersicht über die Gliederungsversuche.

Dem bereits Gesagten sei noch einiges über die historische Entwicklung unserer Kenntnis von den Verwandtschaftsverhältnissen, die in der im vorhergehenden umrissenen Gattung *Minuartia* herrschen, hinzugefügt. Dabei kann natürlich von den Gruppierungsversuchen derjenigen Autoren abgesehen werden, die nur eine Gesamtgattung *Arenaria* anerkennen und in dieser die Einteilung im wesentlichen nach der Blattgestalt vornehmen. Denn hierbei mischen sich echte *Minuartien* und *Arenarien* in bunter Folge (alle Ausgaben von L. Sp. pl.; Séringe in DC. Prodr. I. 1824, p. 400; Lamarck et de Candolle Fl. Fr. ed. 3. IV. 1805, p. 781). Demgegenüber stellt es einen weiteren Fortschritt dar, wenn *Alsine* innerhalb der Gattung *Arenaria* als besondere Untergattung oder Sektion erscheint, freilich neben *Rhodalsine*, *Greniera*, *Minuartia* (L. sensu strict.), *Cherleria*, *Hymenella* und *Ammodenia* (Benth. u. Hook. Gen. pl. I. 1862, p. 149). Zu einer weiteren Gruppierung von *Alsine* kommt es aber auch hier nicht. Wahlen-

berg (Fl. Lapp. 1812, p. 127), der ja überhaupt die Selbständigkeit unserer Gattung zuerst scharf betonte, unterscheidet auch bereits zwei »Subdivisionen« nach dem Verhältnis der Kapsellänge zum Kelch. Zu der ersten, deren Kapseln länger sind als der Kelch, zählt er *Als. biflora*, *rubella*, *austriaca*, *verna* und *juniperina*, während die zweite die Arten *Als. stricta*, *fasciculata* und *grandiflora* umfaßt, bei denen die Kapseln die Kelchlänge höchstens erreichen. In der Folge ist dieses Merkmal aber wieder fallen gelassen worden, da sich bei genauerer Prüfung erweisen mußte, daß selbst im Formenkreis einer Art (vgl. z. B. *M. laricifolia*) die Kapsellänge in dem angegebenen Umfange schwanken kann.

Von den Gruppierungsversuchen der *Arenaria* L. übernehmen Mertens und Koch (Deutschl. Fl. III. 1831, S. 274) die Blattform auf die Einteilung ihrer *Alsine*, nachdem die Arten mit Nebenblättern (*Spergularia*) als besondere »Rotte« ausgeschieden sind. Ferner vereinigen sie, dem Beispiele Wahlenbergs (Fl. Suec. I. 1824, p. 282) folgend, *Honckenya* mit *Alsine*, tun auch die Unhaltbarkeit von *Cherleria* (p. 275) dar, wagen es aber dennoch nicht, diese als Gattung einzuziehen. Betrachtet man die Bildung von drei Gruppen nach der Blattgestalt nur als Erleichterung der Übersicht, so kann man nicht verkennen, daß die Anordnung der Arten einigermaßen den natürlichen Verhältnissen nahe kommt. Wesentliche Änderungen bringt auch Koch (Syn. ed. 1. I. 1837, p. 111; ed. 2. I. 1843, p. 121; ed. 3. I. 1857, p. 96) nicht, nur daß er mit Fenzl die Gattung von den mit Nebenblättern versehenen Elementen (*Lepigonum* = *Spergularia*) reinigt und außer *Cherleria* auch *Halianthus* (= *Honckenya*) und *Facchinia* (= *M. lanceolata*) als Gattungen anerkennt. Letztere stützt er nur durch das Merkmal »semina cincta corona e pilis paleaceis composita, cetera ut Alsine«, das sie aber (vgl. unten) mit der ganzen Sektion der *Lanceolatae* teilt. Reichenbach (Fl. Germ. exc. II. 1832, p. 568) geht in der besonderen Wertung von *Honckenya* sogar so weit, daß er sie wegen des »perigynen Diskus« zu den *Portulacaceen* stellt. Auch *Cherleria* besteht bei ihm als Gattung und ebenso *Siebera*, die von Somerauer und Hoppe (Flora II. 1819, S. 24) bei der ersten Entdeckung wegen der Vierzähligkeit der äußeren Blütenkreise auch als solche gewertet, von Mertens und Koch, Fenzl usw. aber wieder zu *Alsine* gestellt wurde. Den Rest der Sippe nennt Reichenbach *Sabulina* (l. c. p. 785) und sucht ihn weiter nach der Beschaffenheit der Testa zu gliedern. Seine »leiospermae« enthalten jedoch mehr *Moehringien* (*Ponae*, *polygonoides*, *sphagnoides*) als *Minuartien* (nur *stricta*), während *Sabulina lanceolata* fälschlich in dieser Gruppe untergebracht wurde, denn ihre Samen sind von einem Kranz langer Papillen berandet. Innerhalb seiner »trachyspermae« kommt es deshalb zu einer ziemlich unnatürlichen Gruppierung, weil er die Dauer der Kelchform als Einteilungsprinzip voranstellt, während andere wesentliche Unterschiede nicht berücksichtigt werden.

Bei Betrachtung der hier kurz wiedergegebenen Einteilungsversuche der Arten der mitteleuropäischen Flora erkennt man unschwer das Bestreben, besonders auffällige Sippen, die eben bei alleiniger Untersuchung dieses Gebietes sehr isoliert zu stehen scheinen, von der übrigen Masse zu trennen und als Gattungen anzuerkennen, während in dem großen Rest der Gesamtsippe noch keine natürlichen Formenkreise erkannt worden waren. Entscheidend in dieser Beziehung waren die Arbeiten Fenzls, dessen Gruppen sich im großen und ganzen als recht natürliche erwiesen und in der Folge auch in den bedeutenderen Florenwerken mit geringen Änderungen angenommen wurden. In seinem »Versuch einer Darstellung der Verbreitung der *Alsineen*« (1833, S. 13) vereint er zum ersten Male *Minuartia* L. sensu strict. und *Queria* L. mit *Alsine*, läßt aber *Hymenella* (seine *Triplateia* ist Synonym zu dieser), *Cherleria* und *Honckenya* bestehen. Später ließ er in der grundlegenden Darstellung (in Endlicher, Genera pl. 1839, p. 964) aber noch einige Änderungen Platz greifen, insofern als er *Queria* wieder aufrichtete — *Honckenya* und *Hymenella* blieben als Gattung anerkannt — dagegen *Cherleria* wie auch schon vorher *Siebera* und *Facchinia* endgültig einzog. Gegenüber diesen Wertungsunterschieden einzelner bereits früher als natürlich erkannter Formenkreise stellt Fenzls Gliederung der ganzen Gattung den wesentlichen Fortschritt dar. Seine 13 Sektionen seien zunächst angeführt: 1. *Sabulineae* (*Als. tenuifolia*), 2. *Minuartieae* (*Als. dichotoma*, *montana*, *fasciculata*, *setacea*), 3. *Tryphane* (*Als. recurva*, *verna*), 4. *Aretioideae* (*Als. aretioides*), 5. *Lanceolatae* (*Als. lanceolata*, *Arduini*), 6. *Acutiflorae* (*Als. austriaca*, *juniperina*), 7. *Spectabiles* (*Als. squarrosa*, *laricifolia*, *arctica*, *biflora*), 8. *Cherleriae* (*Als. sedoides*), 9. *Saginella* (*Als. acutiflora*), 10. *Spergella* (*Als. picta*), 11. *Alsinanthe* (*Als. Rossii*, *stricta*, *Michauxii*), 12. *Uninerviae* (*Als. patula*, *glabra*), 13. *Psammophilae* (*Als. thymifolia*, *procumbens*), und daneben die Gattungen *Queria*, *Triplateia* (*Hymenella*) und *Honckenya*. Eine Durchsicht der kurzen Diagnosen, mit denen Fenzl seine Sektionen ausstattet, ergibt nun, daß es nicht ein einzelnes Merkmal ist, dessen bestimmte Ausbildung die einzelnen Formenkreise umgrenzt — und hieran wird es liegen, daß die letzteren erst so spät erkannt wurden — sondern das bald dieses bald jenes eine Gruppe als in sich geschlossen erscheinen läßt, daß die wesentliche Bedeutung aber dem Kelch, der Blumenkrone und den Laubblättern zukommt. Leider hat Fenzl nie die oft versprochene Übersicht über die ganze Gattung gegeben, sondern sich mit dem Namhaftmachen der oben genannten Prototypen begnügt. Nur für die Arten der russischen Flora (in Ledebour Fl. Ross. I. 1842, p. 341) hat er das weiter ausgeführt. Einige Änderungen brachte Reichenbach (Deutschlands Flora 1842, S. 78) insofern, als er die Sektionen Fenzls zu Gattungen erhob und dann die Grenzen zwischen *Sabulina* und *Minuartia* Rchb. durch die unzweckmäßige Bevorzugung der Länge der Sepalen vor der von Fenzl benutzten

Beschaffenheit der Kelchbasis bei der Fruchtreife verschob, so daß bei ihm die nahe verwandten *M. rostrata* und *setacea* in verschiedenen Gattungen zu stehen kommen. Ferner brachte er, sicherlich veranlaßt durch die freilich erhebliche Verschiedenheit von *M. laricifolia* und *biflora* die letztgenannte aus der Sektion *Spectabiles* (= *Wierzbickia* Rchb.) zu *Alsinanthe*, ein Mißgriff, der später noch von Nyman (Consp. I. 1878, p. 118) und Graebner (in A. u. G. Syn. V. 1. 1918, S. 772) dadurch vergrößert wurde, daß sie dieser Art auch *M. arctica* und sogar *M. caucasica* folgen ließen. Einige Verbesserungen nahm hingegen Boissier (Fl. Or. I. 1867, p. 669) vor, indem er erkannte, daß *M. thymifolia* nicht zu den *Psammophilae*, sondern zu den *Sabulineae* in Beziehung steht. Ferner löste er die, wie wir noch sehen werden, tatsächlich heterogenetische *Tryphane* Fenzl auf und stellte die Arten, die sich um *M. recurva* gruppieren, zu den *Lanceolatae* Fenzl, während er *M. verna* mit den *Acutiflorae* Fenzl zu der Sektion *Tryphaneae* Boiss. vereinte. Diesen Verhältnissen trägt auch Beck (Fl. Bosn. Herzegow. in Wiss. Mitt. Bosn. Herzeg. XI. 1909, S. 167 sequ.) Rechnung, indem er *M. verna* und *M. recurva* als besondere Sektionen voneinander trennt. Von weiteren geringen Änderungen seien nur einige andeutungsweise erwähnt. Auch Willkomm (Prodr. Fl. Hisp. III. 1880, p. 607 sequ.) trennt mit Reichenbach die *Minuartieae* Fenzl nach der Ungleichheit der Kelchblätter in zwei Teile, vereint dagegen die *Acutiflorae* Fenzl mit *Tryphane* Fenzl zu seiner *Eualsine* Wk. (l. c. p. 610), die auch *M. setacea* aus der Sektion *Minuartieae* Fenzl mit aufnehmen muß. Halacsy (Consp. Fl. Graecae I. 1901, p. 236) folgt Boisser in der Vereinigung der *Recurvae* und *Graminifoliae* zur Sektion *Lanceolatae*, dagegen finden wir bei Nyman (Consp. I. 1878, p. 117) und Graebner (in A. u. G. Syn. V. 1. 1918, S. 761) insofern eine andere Auffassung, als sie *M. graminifolia* zu den *Acutiflorae* stellen.

Aus dieser kurzen Darstellung geht hervor, daß die Gruppierung Fenzls allen späteren Einteilungen als Grundlage diente. Nur einige Arten waren in ihrer Stellung einem gewissen Wechsel unterworfen, so daß damit die Grenzen mancher Sektionen gegeneinander schwankten. Die Ursachen hierfür liegen wohl darin, daß Fenzl selbst seine Gruppen nur andeutungsweise gegeben hatte, ferner darin, daß bald die Arten dieses bald jenes Teilgebietes untersucht wurden, niemals nach Fenzl aber der Gesamtinhalt der Gattung zum Ausgangspunkt genommen wurde, was natürlich verschiedene Auffassungen geradezu bedingen mußte. Schließlich wurde auch die Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse dadurch nicht eben erleichtert, daß erst eine genaue Abwägung der relativen Wertigkeit sehr vieler Merkmale eine einigermaßen befriedigende Auffassung zustande kommen ließ, da ein einzelnes hochwertiges Merkmal mit leitendem Charakter in der Gattung nicht zur Ausbildung gelangt ist. Es kommt noch hinzu, daß ein Organ in verschiedenen genetischen Parallelsippen in gleichen

Ausbildungsstufen in Erscheinung tritt, wodurch die eindeutige Umgrenzung mancher Sektionen fast unmöglich wird. Leichter wäre hiernach eine horizontale Schichtung — sit venia verbo — vorzunehmen, dennoch muß man aber selbst auf Kosten einer ganz präzisen Grenzführung der vertikalen, so weit das überhaupt im Bereiche der Möglichkeit liegt, den Vorzug geben, sobald man die systematische Darstellung für genetische und pflanzengeographische Zwecke auswerten will. Danach wird es zweckmäßig sein, zunächst die einzelnen Merkmale in der Mannigfaltigkeit der Ausbildung, die ihre Konstitution zuließ, darzustellen, um daraus die Sippen höherer und niederer Ordnung abzuleiten und zu versuchen, mit Hilfe der heutigen Arealgestaltung den Verlauf der Entwicklung zu erkennen.

3. Besprechung der wesentlichen Merkmale.

a. Keimung und Kotyledonen. Die Keimung bietet keine systematisch verwertbaren Unterschiede. Freilich ist sie bisher wenig untersucht worden. Die Arbeit von Simek (Über die Keimpflanzen einiger Caryoph., Geran. u. Compos., Prag 1889) war mir nicht zugänglich. Sonst findet man besonders in der nordischen Literatur einige Angaben (Warming in Meddel. om Grönl. XXXVII. 1920). Ich machte Keimversuche mit folgenden Arten: *M. laricifolia*, *caucasica*, *imbricata*, *Villarsii*, *Kashmirica*, *recurva*, *tenuifolia*, *capillacea*, *glomerata*, *fasciculata*, *setacea*, *verna*. Diese ergaben eine große Übereinstimmung im Verlauf der Keimung. Die Quellung des Samens bewirkt zunächst ein Platzen der Testa am Radikularende, so daß das Keimwürzelchen hervortritt; sodann schiebt sich der Körper des Keimlings allmählich aus dieser Öffnung heraus. Die Keimblätter sind stets oberirdisch, nehmen häufig auch die leere Samenschale mit empor. Zuweilen geschieht es, daß bei gehemmtem Wachstum der Radicula die Testa auf dem Rücken oder am Kotyledonarende zerreißt. Solche Keimlinge gelangen aber selten zu normaler Entwicklung. Von teratologischem Interesse ist ein Same von *M. Kashmirica*, der durch eine ganz abnorme Lagerung des Keimlings bemerkenswert ist. Er fiel zunächst dadurch auf, daß die Radicula bei der Keimung am hinteren breiten (Chalaza-)Ende sichtbar wurde. Ein Öffnen des Samens ergab dann, daß das Mikropylarende vollständig vom Perisperm erfüllt war, während der Keimling im hinteren Ende, dem jegliches Nährgewebe fehlte, zusammengerollt lag, so zwar, daß die Keimblätter nach innen zu am Nährgewebe zu liegen kamen, während das Keimwürzelchen den Raum einnahm, den in normalen Fällen die Kotyledonen inne haben. Eine derartige Abnormität ist, so weit ich ermitteln konnte, in der teratologischen Literatur bisher nicht erwähnt worden. — Von Interesse für die Beurteilung der Wanderungsmöglichkeit ist die Kenntnis der Erhaltung der Keimfähigkeit; die Bewahrung über 2—4 Jahre ist nichts Seltenes (fast alle oben genannten Arten). Aber Samen von *M. fasciculata*, die ich Herrn Dr. v. Degen verdanke, keimten noch nach 15, 20

und sogar nach 23 Jahren, solche von *M. setacea* nach 8 Jahren. Und wenn schon die Samen einjähriger Pflanzen so lange lebensfähig bleiben, so wird man das noch eher für die ausdauernden Arten annehmen können. Versuche nach dieser Richtung sind noch im Gange. — Die Primärwurzel behält stets überragende Bedeutung, ist aber häufig von mehr oder weniger reicher Seitenwurzelbildung begleitet. Die Arten, für die das Gesagte gilt, haben alle aufliegende Keimblätter. Es ist aber wohl kaum zu vermuten, daß sich *M. procumbens* und *M. picta*, deren Keimblätter dem Würzelchen anliegen, anders verhalten. Übrigens ist der Gegensatz zwischen diesen beiden Arten der Lage des Keimlings nicht durchaus scharf. Es läßt sich nämlich bei Arten mit breiten Keimblättern (Sect. *Uninerviae*, bes. *M. groenlandica*, ferner *M. sclerantha*) leicht eine während des Wachstums des Keimlings von der Spitze nach der Basis zu fortschreitende Drehung der Kotyledonen wahrnehmen, so daß man alle Übergangsstufen von aufliegend, schief anliegend bis fast anliegend beobachten kann. Auch für die Gattung *Thylacospermum* gibt Fenzl (in Endlicher Gen. pl. p. 967) an: »cotyl. accumbentibus vel oblique incumbentibus«. So ist man gezwungen anzunehmen, daß die Verschiedenheit nicht in der Anlage begründet sondern vielmehr akzessorischer Natur ist. Es spricht vieles dafür, daß sie durch Raumverhältnisse bedingt ist. Bei *M. groenlandica* haben die verhältnismäßig sehr breiten Kotyledonen in der inkumbenten Lage keinen Platz für eine ebene Ausbreitung und sind deshalb zu einer mehr oder weniger starken Drehung gezwungen. Bei *M. procumbens* drängt die Aussattelung auf der Rückenfläche der Samen den Keimling in das viel schmalere Innere, so daß auch hier der Raum für eine genügende Ausbreitung fehlt; und es wird verständlich, daß die akkumbente Lage bei dieser Art konstant geworden ist. Bedenkt man ferner, daß der *M. procumbens* nicht allein, wie man bisher geglaubt hatte, das angegebene Merkmal zukommt, sondern daß es auch bei *M. picta*, einer Art, die man schwerlich für eine nahe Verwandte der vorgenannten halten wird, typisch ausgebildet ist, so wird man dem Merkmal nicht die Dignität zuerkennen können, die einen Gattungscharakter verleiht. Die Keimblätter der untersuchten Arten weichen von den Laubblättern insofern etwas ab, als sie unter der Spitze breiter und daher ± spatelförmig sind. Interessant ist jedoch, daß die Kotyledonen der *M. peploides* subsp. *latifolia*, die in Europa verbreitet ist, schmaler als die Laubblätter sind (Keimpflherb. Winkler) und sich in ihrer oblongen Form den Blättern der in Nordostasien und Nordwestamerika verbreiteten subsp. *maior* anschließen.

b. Wuchsform und Blütenstand der Annuellen. In dem Verhalten des Hauptsprosses und der Seitensprosse lassen sich zwischen den einjährigen und ausdauernden oder halbstrauchigen Arten wie auch innerhalb dieser manche Unterschiede feststellen. Bei den ersteren schließt die Primärachse stets mit einer Blüte ab (*Sabulina*; *Euminuartia* §§ *Mon-*

tanae, *Hispanicae*, *Fasciculatae*; *Spergella*; *Greniera*; *Uninerviae* ex p.), aus deren beiden Vorblättern je ein dichasialer Blütenstand entspringt. Diese reine Form ist aber nie realisiert oder tritt doch nur gelegentlich als Kümmerform in Erscheinung. Vielmehr wird die Bildung einer größeren Anzahl von Blüten dadurch erreicht, daß einmal aus den unteren Blattachseln des Hauptsprosses diesem in der Ausbildung völlig gleichwertige Seitensprosse entspringen (rein oft bei *M. sclerantha*, *M. hamata*, gelegentlich bei anderen), sodann bilden sich in den Achseln der oberen Blattpaare in den meisten Fällen noch Partialinfloreszenzen, die aber die terminalen Dichasien nie übergipfeln (in reiner Form nur bei *M. Meyeri*). Zumeist treten beide Verzweigungsformen an derselben Pflanze kombiniert auf. Weiter ist für das Aussehen des Blütenstandes entscheidend das Größenverhältnis zwischen Partial- und Terminalinfloreszenz wie auch innerhalb der Dichasien zwischen den Sprossen des α- und β-Vorblattes und die Länge der Blütenstiele. Am einfachsten ist der Blütenstand bei den Arten der Sektionen *Greniera* und *Sabulina*, da hier die Blütenstiele verlängert und die Förderung aus dem zweiten Vorblatt eine geringe ist, so daß offene und ziemlich regelmäßige, aus Dichasien zusammengesetzte Infloreszenzen zustande kommen. Nur bei *M. mediterranea* bewirkt die Verkürzung der Blüten- und Blütenstandsstiele eine büschelige Häufung der Blüten. Gegenüber den Arten der genannten beiden Sektionen stellt es eine weitere Modifikation dar, wenn noch bei verlängerten Blütenstielen in den ursprünglichen Dichasien die Sprosse der α-Vorblätter völlig unterdrückt werden und der β-Sproß die Terminalblüte zur Seite drängt, während die Achselsprosse der Primanblüte unter sich noch völlig gleich sind. So entsteht ein Doppelwickel, in dem jeder Wickel die Gestalt einer Sympodialtraube annimmt. Das ist bei *M. picta* (Sect. *Spergella*) der Fall. Mannigfaltiger ist sodann die Blütenstandsbildung bei den einjährigen Arten der Sektion *Euminuartia*. Hier sind die Blütenstiele fast stets sehr verkürzt oder ganz unterdrückt (*M. sclerantha*). Bei einigen Arten sind nun die Hauptachse und die verlängerten Seitenachsen erster Ordnung in großer Regelmäßigkeit mit kurzen Partialinfloreszenzen besetzt, die aber nur aus dem einen Blatt jedes Knotens entspringen und in einer $^1/_4$-Spirale angeordnet sind. In diesem Falle werden sie auch von den beiden terminalen Dichasien oder Wickeln an Größe nicht übertroffen, so daß diese ihre dominierende Rolle einbüßen (*M. globulosa*, *decipiens*, *intermedia*, *campestris*). Der ganze Sproß wird auf diese Weise dicht mit Blüten bedeckt. Die Verringerung der transpirierenden Oberfläche kommt diesen Steppenpflanzen sicher gut zu statten. Hand in Hand mit der geschilderten Ausbildung geht bei den meisten Arten ferner eine starke Förderung des Sprosses, der dem β-Vorblatt entspringt, so daß auch hier wickelartige Dichasien zustande kommen, in denen freilich der α-Sproß nie so völlig unterdrückt ist, wie etwa bei *M. picta*. Am weitesten nach dieser Richtung geht noch *M. glomerata*,

die sich ebenso wie die ihr nächst verwandte *M. fasciculata* von den oben genannten Arten durch einen infolge der etwas längeren Blütenstiele wenig offeneren Blütenstand unterscheidet.

c. Wuchsform und Blütenstand der Perennen. Anders verhalten sich die ausdauernden Arten, zu denen *M. glomerata* mit einer perennierenden Varietät (*velutina*) den Übergang bildet, wie denn überhaupt anatomischer und morphologischer Bau den einjährigen Caryophylleen ein Ausdauern leicht erlaubt, was schon von BARTLING (in BARTLING und WENDLAND, Beiträge zur Bot. II. 1825, S. 174) erkannt und später von BONNIER an *Arenaria serpyllifolia*, die in die Alpen versetzt worden war, experimentell bewiesen wurde. Unterziehen wir beiläufig die Frage einer kurzen Prüfung, welche dieser beiden Wuchsformen die ursprünglichere sei, so muß es zunächst auffallen, daß, abgesehen von den Arten des arktischen Gebietes und einigen wenigen Amerikanern, die große Mehrzahl der Ebenenpflanzen einjährig sind, unter ihnen auch diejenigen, die durch ihre Ähnlichkeit mit *Stellaria* große Ursprünglichkeit verraten (*M. uniflora*, *Nuttallii* und *moehringioides* ⊙?) und die den perennierenden Arten der Sect. *Sclerophylla* sicherlich als Ausgangspunkt gedient haben. Ferner lassen auch die annuellen *Euminuartien* aus ihren dislozierten Arealen und ihren Beziehungen zu den sicher sehr alten *Scleranthoideen*, die bis nach Australien verbreitet sind, ein sehr hohes Alter erkennen. Aus diesem Grundstock haben sich die montanen und alpinen Arten der mit ausdauernden Wurzeln versehenen Gruppen derselben Sektion (*Setaceae*) entwickelt. Andererseits finden die ausschließlich aus perennierenden Arten gebildeten Sektionen der *Spectabiles*, *Acutiflorae*, *Lanceolatae* usw. keinen Anschluß an einjährige Gruppen. Es haben also wohl einjährige und ausdauernde Sippen lange Zeit schon nebeneinander bestanden, während bei *Euminuartia* gerade die Fähigkeit, ausdauernde Sippen abzuspalten, die Möglichkeit zu einer Besiedelung der Gebirge bot.

Phylogenie des Dichasiums. Während nun die große Masse der Perennen ihre Blütenstände, die mit der Blüte ihren Zweck erfüllt haben, erheblich über die Formation der vegetativen Sprosse erhebt, fällt *M. peploides* dadurch auf, daß die vegetative und fertile Sproßregion gar nicht voneinander geschieden sind, sondern ganz regellos ineinander übergehen, was in seiner Wirkung auch dadurch erheblich verstärkt wird, daß die Vorblätter den Laubblättern in jeder Hinsicht völlig gleichen. Genauer stellt sich dies Verhalten folgendermaßen dar. Schließt ein vegetativer Sproß terminal mit einer Blüte ab, so tragen hier noch häufig beide Vorblätter — oft aber auch nur das eine — einen Sproß, der nun gleich nach dem ersten Blattpaar wieder eine Terminalblüte hervorbringen kann, und dann ist in der Folge nur immer das β-Vorblatt fruchtbar. Da nun die aufeinanderfolgenden Seitensprosse immer umsetzen, d. h. antidrom sind, so kommt ein Wickel zustande, der auch hier die Gestalt einer Traube

annimmt. Ihre Blüten, die häufig als achselständige Seitenblüten angegeben werden, sind also in Wirklichkeit alle terminal. Sehr selten sind zwei aufeinanderfolgende Sprosse auch einmal homodrom, so daß sich ein Gemisch von Wickel- und Schraubelbildung ergibt, aber das ist nur als Abnormität aufzufassen. Häufiger wird die Regelmäßigkeit dadurch unterbrochen, daß der Seitensproß erst mehrere Paare von Laubblättern bildet, bevor er mit einer Blüte abschließt, und fast stets wird der oberste Achselsproß wieder zu einem rein vegetativen Monopodialtrieb. Ein solcher entwickelt sich zuweilen auch bereits in der Achsel des einen Vorblattes der Primanblüte, die den Hauptsproß abschließt. Diese Wuchsform läßt zwar *M. peploides*, die mit Vorliebe die Primärdünen bewohnt, als ganz besonders geeignet für den Kampf gegen Verschüttung durch Sand erscheinen, so könnte man sie als direkte Anpassung an die äußeren Verhältnisse auffassen und morphologisch als Modifikation aus den normalen Dichasien, die in der Gattung ja am häufigsten auftreten und auch oft Tendenzen zur Wickelbildung zeigen, ableiten. Von einer anderen Seite betrachtet, gewinnt die Sache aber ein anderes Gesicht. Es sind dabei vor allem zwei Tatsachen zu berücksichtigen. Einmal ist bemerkenswert, daß in der vegetativen Region nur immer ein Blatt jedes Knotens einen Sproß trägt — oder doch das gegenüberstehende in manchen Fällen nur einen sehr viel schwächeren — und daß diese in einer regelmäßigen $^1/_4$-Spirale angeordnet sind. Sodann ist der Ort, an dem bei *Minuartia* wie überhaupt bei den *Alsineen* und *Caryophyllaceen* allein die Möglichkeit einer Blütenbildung gegeben ist, das Ende der Sprosse. Schließt nun eine solche relative Hauptachse mit einer Blüte ab, so werden natürlich die zugeleiteten Stoffe, die andernfalls zur direkten Fortsetzung des vegetativ verbliebenen Sprosses gedient hätten, die als letzte in der erwähnten Spirale in der Achsel des einen Vorblattes befindliche Knospe zum Austreiben anregen. Und diese Achse x + 1. Grades wird nunmehr nach der oben angegebenen wechselvollen Weise die Fortsetzung des Sprosses übernehmen. In dem Blütenstand von *M. peploides* ist also ein Zustand verwirklicht, den man auch rein theoretisch als einen einfachsten ableiten kann, d. h. als einen solchen, der mit den in der vegetativen Region herrschenden morphologischen Verhältnissen noch die größtmögliche Übereinstimmung aufzuweisen hat. Da nun jede Blütenstandsform auf die Verzweigungsform der vegetativen Sproßverbände zurückzuführen ist, was besonders Herr Prof. Pilger (Vortrag gehalten in der Sitzung d. Fr. Ver. f. Pflzgeogr. u. System. Münden VIII. 1919, vgl. Berichte d. Fr. Ver. Bd. 1919 (1921) S. 69) stark betont, so wird man nicht umhin können, den Blütenstand von *M. peploides* als einen sehr ursprünglichen aufzufassen. Auch bei dem ebenfalls sehr alten mexikanischen Typ der *M. moehringioides* finden wir eine ähnlich unbestimmte Umgrenzung der Infloreszenzregion: foliare Ausbildung der Hochblätter, Schwankung in der Internodienzahl

unter den Blüten und Sympodienbildung, welch letztere sich auch bei *M. uniflora* noch erhalten hat, welche die südlichen Vereinigten Staaten bewohnt und aus anderen Merkmalen ebenfalls auf ein hohes Alter schließen läßt. Die Sippen von *M. peploides*, die die angegebene Ausbildung besonders ausgeprägt zeigen, finden sich in Nordostasien und Nordamerika. Dieselben lassen auch eine größere Übereinstimmung in der Form der Laub- und Keimblätter erkennen. Zwar wird man diesem Umstand kein entscheidendes Gewicht beilegen können, es aber doch als durchaus in den Rahmen passend erwähnen dürfen. Die beiden anderen Arten, die manche Anklänge an *Stellaria* besitzen, sind auf Amerika beschränkt. So spricht auch dieses geographische Moment, das Konvergieren der Areale nach Nordamerika, für ein hohes Alter der Arten.

Die Ableitung regelmäßiger Dichasien, die sich zuweilen schon bei der amerikanischen, häufiger aber bei der europäischen Sippe der *M. peploides*, wenn auch nur als vorübergehender Zustand finden, aus dem geschilderten Typ macht keine Schwierigkeiten. An jedem Knoten finden sich zwei Sprosse, der Haupt- und ein — zuweilen auch zwei — Seitensprosse. Die Baustoffe nun, die zu ihrem Aufbau notwendig sind, werden auch unmittelbar unter der Terminalblüte zur Bildung von zwei Achsen ausreichen, und demnach auch die Knospe des anderen Vorblattes, die ja auch in der Laubblattregion oft vorhanden ist, zum Austreiben bringen, so daß zunächst ein Doppelwickel entsteht. Wiederholt sich das aber nach jedem Internodium und geht die Fähigkeit, vegetative Fortsetzungssprosse hier zu bilden, verloren, so ergibt sich bereits das Dichasium, das nunmehr von den vegetativen Sprossen völlig getrennt ist. In diesen kann sich nun freilich sekundär wieder eine Tendenz zur Wickelbildung bemerkbar machen, die aber als solche leicht erkannt werden kann, da sie eben in den wohl abgesetzten und in sich geschlossenen Blütenständen vor sich geht. Hierher gehören die zuerst erwähnten Annuellen und die übrigen Perennen, bei denen die Wickelbildung aber nie einen extremen Grad erreicht. Überhaupt sind die Blütenstandsformen bei ihnen nicht sehr mannigfaltig. Ein eigenartiges Bild kommt dadurch zustande, daß alle Internodien zwischen den Vorblättern — pedunculi — gestaucht werden, während die Blütenstiele selbst verlängert bleiben. Dadurch nimmt das Dichasium die Form einer Dolde an (*M. Heldreichiana* und schwächer auch bei *M. pontica*). Weiter kommt es bisweilen vor, daß auch die Blütenstiele stark verkürzt und die Blüten büschelig gehäuft werden (*M. leucocephala*, *M. confusa*). Das Entgegengesetzte, also stark verlängerte Pedicellen, findet sich bei *M. stricta* und *M. austriaca*. Bei *M. Pestalozzae* und *M. dianthifolia* rücken die sehr breiten Vorblätter und oft auch noch ein oder wenige Paare gleichgestalteter Hochblätter bis unmittelbar unter die Blüte. Ist nur eine Terminalblüte vorhanden, so ähnelt dies Verhalten sehr dem für Dianthus charakteristischen. Bei weiteren — allerdings immer sehr mäßigen —

Verzweigungen wird jedoch der Unterschied darin deutlich, daß sie aus dem obersten Blattpaar — also den Vorblättern selbst — erfolgen. Immerhin ist es doch für das Verständnis des Dianthus-Blütenstandes von Interesse. Häufig ist auch eine starke Reduktion in der Blütenzahl bis auf wenige oder auf eine Terminalblüte (*M. stellata*, *M. Baldacci*, *M. sedoides*, *M. arctioides* usw.) zu beobachten. Andererseits ist eine Rispenbildung nur als gelegentliche Abweichung zu finden (*M. Michauxii*, *M. juniperina*). Sie ist gegeben, wenn nicht nur die Vorblätter, sondern auch das Blattpaar des vorangehenden Knotens Dichasien tragen, die denen der ersteren völlig gleichwertig sind. Weitergehende rispige Verzweigung kommt nicht vor.

Verzweigung der vegetativen Region. Um nun noch einige Differenzierungen zu erwähnen, die sich auf das Verhältnis der Hauptachsen und sterilen Triebe zu den fertilen als Ganzes beziehen, so wird es notwendig sein, noch einmal kurz auf die Keimpflanzen der perennierenden Arten zurückzukommen. So weit bis jetzt bekannt ist, gelangt keine von diesen bereits im Sommer nach der Keimung zur Blüte. In meinen Kulturen geschah das nur einmal bei *Arenaria graminifolia*. Die Hauptachse wächst ziemlich langsam, dagegen kommt es aber frühzeitig zur Bildung einer großen Zahl von Seitensprossen, die auch in vielen Fällen den Achseln der Kotyledonen entspringen. Bei *M. peploides* tragen diese sogar je drei Serialknospen (Erikson, zit. nach Warming in Meddel. om Grönl. XXXVII. 1920, p. 256). Wie sich diese im ersten Jahre angelegten Achsen im zweiten verhalten, bedarf noch der Klärung. Es scheint aber bei derselben Art zu wechseln (Warming l. c.). In vielen Fällen werden alle diese Sprosse aber relative Hauptachsen (z. B. *M. recurva*, *capillacea*, *laricifolia*), und dann wird auch im zweiten Sommer noch keine Blüte erzeugt. Oder aber ein Teil der Seitensprosse, zumal die unteren und die, die von vornherein eine größere Länge erlangt haben, bleiben vegetativ, während die oberen und kürzeren bereits im zweiten Jahre mit Blütenständen endigen können. Das war der Fall bei *M. Kashmirica*. Aber auch hier blieb die Hauptachse vegetativ, wie denn überhaupt bisher keine Beobachtung darüber vorliegt, daß der Primantrieb mit einer Blüte abschließt[1]). Das ist auch bei den arktischen Arten nicht der Fall (Warming l. c. p. 241). Theoretisch scheint also die Hauptachse von unbegrenzter Lebensdauer zu sein, praktisch ist das aber, selbst wenn wir von den ausgesprochensten Polsterpflanzen wie *M. sedoides* u. a. absehen, die sich wahrscheinlich anders verhalten, nicht der Fall, denn an älteren Pflanzen läßt sie sich meist

---

1) Inzwischen konnte ich dieses doch einmal an einer Keimpflanze von *M. verna* beobachten, und zwar der ungarischen Steppenform; die Samen verdanke ich Herrn A. v. Degen. Hier endete der Hauptsproß bereits im Sommer nach der Keimung mit einer Blüte. Bei den anderen Exemplaren derselben Kultur war das aber nicht der Fall. Immerhin ist diese Ausnahme nicht gar so erstaunlich, da bei älteren Individuen der *M. verna* die Blüten nicht an jungen Kurztrieben stehen, sondern die relativen Hauptachsen abschließen.

nicht mehr ausmachen. Das liegt daran, daß alle Arten eines ausgesprochenen Knospenschutzes entbehren. Außerdem sind sie immergrün und vermögen warme Perioden im Winter sofort zur Assimilation und zum weiteren Wachstum zu benutzen, wie man das im Botanischen Garten oft beobachten kann. Und ähnlich werden sie sich sicherlich auch an ihren natürlichen Standorten verhalten. Wird nun das eben im Heranwachsen begriffene jüngste Blattpaar der Primanachse vom Frost überrascht, so ist damit der letztere ausgeschaltet. Das gleiche gilt natürlich ebensogut für alle Achsen jeden Grades, und daher rührt die große Unregelmäßigkeit im Sproßaufbau, die sich stets beobachten läßt. Das Ganze wird man am zweckmäßigsten als ein fakultatives Sympodium bezeichnen. — Die anfänglich vertikale Orientierung der Achsen wird in sehr vielen Fällen bald zu einer plagiotropen, und dann sind die Triebe entweder verhältnismäßig kurz und an der Spitze wieder aufgerichtet, dabei aber nicht zu nennenswerter Adventivwurzelbildung fähig (*M. verna* z. B.), so daß büschelige oder engrasige Pflanzen entstehen; oder aber es kommt zu ausläuferartigen Verlängerungssprossen, die durch vielfache Ausbildung von Adventivwurzeln bald von der Hauptwurzel unabhängig werden und auf vegetativem Wege neue Pflanzen bilden, die aber doch zumeist in einem weiten Rasen untereinander im Zusammenhang bleiben (*M. laricifolia*, *imbricata*, *macrocarpa*, *lanceolata* usw.). Nur bei *M. peploides* sind die Ausläufer unterirdisch. Sind andererseits die Internodien stark verkürzt und die Zweige infolgedessen eng aneinandergepreßt, so entstehen bei orthotropen Trieben dichte Polsterformen (*M. sedoides*, *aretioides*, *graminifolia*). Am Rande der Polster finden sich freilich auch fast stets Verlängerungstriebe. Lockere Polster, deren Äste verlängert und durch weitere Zwischenräume voneinander getrennt sind, kommen dadurch zustande, daß die Blätter außerordentlich starr werden, sich zu einem Flechtwerk ineinander verschieben und damit die Zweige hochhalten (*M. juniperina*).

Da die Blätter der meisten *Minuartien* sehr schmal sind, bieten sie nur wenig Raum für die Anlage von Assimilationsgewebe. Die Fläche wird nun dadurch außerordentlich vergrößert, daß an den diesjährigen Trieben in der bekannten Folge eine große Anzahl von Kurztrieben gebildet wird, die aus zahlreichen büschelig gedrängten Blättern bestehen. Sie dienen also zunächst Ernährungszwecken. Damit ist aber ihre Tätigkeit nicht erschöpft. Vielmehr wachsen sie im nächsten — seltener bereits im Jahre ihrer Bildung — zu Langtrieben aus, werden also zu relativen Hauptachsen oder aber sie gehen — und das trifft für die große Mehrzahl zu — in der Bildung eines gleich anfangs steif aufrechten Blütenstengels auf. Dieser kann nun wieder Blattbüschel tragen, die aber meist sehr unscheinbar, seltener kräftiger (*M. laricina*) sind; niemals aber können sie zu langlebigen Sprossen auswachsen, sondern gehen im Herbst mit dem Stengel, der bis zu seinem Ansatz abstirbt, zugrunde. Zuweilen können auch Arten dieser

Wuchsform terminal an den Hauptachsen Blütenstengel ausbilden, dann nämlich, wenn diese im Herbst an ihrer Spitze ein endständiges Büschel gebildet haben. Stets ist aber auch in diesem Falle der blütentragende Sproß von der vegetativen Region scharf abgesetzt (*M. laricifolia*, *capillacea*, *Baldacci*, *caucasica*, *flaccida*, *austriaca*, *Kashmirica*, *lanceolata* usw.). Am reinsten ist dieser Modus bei *M. juniperina* ausgebildet, bei der niemals beobachtet werden konnte, daß Hauptäste in Blütenstände übergehen. Das Charakteristische dieses Verzweigungstypus liegt also darin, daß nicht nur eine regionale Sonderung der vegetativen und fertilen Teile eingetreten ist, sondern auch eine scharfe morphologische Scheidung nach Sproßgraden, und darin, daß der blütentragende Trieb überhaupt keine Verlängerungssprosse entsendet. Ferner stehen die Blütenstengel niemals an diesjährigen Trieben, sondern stets am vorjährigen oder älteren, denn die Kurztriebe und schlummernden Knospen behalten ihre Lebensfähigkeit lange Zeit. Im Gegensatz dazu kann man bei einer anderen Gruppe von *Minuartien* zu Beginn der Vegetationsperiode noch nicht entscheiden, ob die neu austreibenden Triebe Blüten- oder Fortsetzungssprosse werden, da sie zunächst beide nach Art der letzteren wachsen. Erst allmählich richtet sich ein Teil und zwar sowohl relative Hauptachsen wie die erst neuerlich aus Kurztrieben hervorgegangenen auf, und geht in Blütenstände aus. Die Langtriebe gehen allmählich in Blütentriebe über, oder man kann sagen, daß die letzteren terminal an diesjährigen Langtrieben stehen. Ein weiterer Unterschied zu dem vorgenannten Typus besteht darin, daß die Knospen des unteren Teiles der Blütenstengel bald auswachsen und die Fortsetzung des Sprosses übernehmen, um entweder noch im selben oder doch im folgenden Jahre wiederum mit Blüten abzuschließen. In dieser Weise verhält sich *M. verna* und noch ausgeprägter *M. imbricata*. Noch schöner läßt sich diese Wuchsform bei der dichtpolsterigen *M. sedoides* beobachten. Hier schließen diesjährige Zweige mit einer Terminalblüte ab, deren Vorblätter steril bleiben. Aber aus der Achsel eines der obersten Laubblätter entwickelt sich frühzeitig ein kräftiger Sproß, der die Blüte zur Seite drängt, so daß sie lateral zu stehen scheint, wofür Mertens und Koch sie auch hielten (Deutschlands Fl. III. 1831, S. 297), was aber Wydler schon richtiggestellte (Flora XLII. 1859, S. 328). Der Achselsproß kann nun bereits im Jahre seiner Bildung während einer zweiten Blühperiode zur Blüte gelangen oder in anderen Fällen erst im nächsten. Wahrscheinlich kann er aber auch mehrere Jahre hindurch steril bleiben. Das Verhalten der Sproßachsen verschiedenen Grades während der 2—3 Blühperioden desselben Jahres ist keiner Regel unterworfen, wie denn überhaupt die eben geschilderte Verzweigungsform eine viel größere Unregelmäßigkeit erkennen läßt als die erstgenannte. Die verschiedenen oben geschilderten Sproßfolgen ergeben in mannigfaltigen Kombinationen die möglichen Wuchsformen, die aber vielfach ineinander übergehen. Eine durchgreifende Klassifizierung,

die Zuordnung jeder einzelnen Art zu einem bestimmten Typus ist noch nicht möglich, da die Herbarexemplare nur immer Zustände der Blütezeit fixieren, deren alleinige Kenntnis aber bei weitem nicht genügt.

d. Anatomie des Stengels und Behaarung. Beiläufig sei hier gleich angefügt, daß die Stengelanatomie keinen Anhalt für eine systematische Gliederung ergibt, da sich herausstellte, daß der Bau bei Exemplaren derselben Art von verschiedenen Standorten namentlich in der Ausbildung des Festigungsringes, die in erster Linie in Frage käme, größere Unterschiede aufzuweisen hat als der Bau verschiedener Arten vom gleichen Standort. Es verdient aber Interesse, die Tatsache festzustellen, daß der anatomische Bau des Stengels es den *Minuartien* wie überhaupt den *Alsineen* erlaubt, noch unter sehr ungünstigen Klimabedingungen zu wachsen. Das Gewebe löst sich nämlich frühzeitig an der Grenze des Festigungsringes los, so daß zwischen dem Rindenzylinder und der Zentralsäule ein lufterfüllter Raum entsteht, der einerseits einen ausgezeichneten Transpirationsschutz gewährt und andererseits plötzliche Temperaturänderungen erst allmählich zur Wirkung kommen läßt. In seiner Ausführung wie in der Wirkung gleicht dies Verhalten also völlig dem Umwickeln nicht winterharter Gewächse mit Stroh. — Trichome treten sehr häufig auf. Nur die Sektionen *Honckenya* und *Alsinanthe* sind völlig kahl. Meist sind die Haare, die stets mehrzellig sind, mit einem Drüsenköpfchen versehen. Fehlt dieses, so sind sie entweder stumpf mit abgerundeter Spitze, haben stark verdickte Zellwände mit streifiger oder körniger Kutikula (*Spectabiles* § *Laricifoliae* u. a.), oder sie sind in selteneren Fällen spitz mit dünneren Wänden und glatter Oberfläche (*Spectabiles* § *Laricinae*).

e. Die Laubblätter. Von größerer Bedeutung sind die Laubblätter, in deren Ausgestaltung in manchen Fällen Hinweise auf genetische Zusammenhänge vorliegen, wenn man diese allein auch nie als entscheidend betrachten kann. Die breite Lamina wird man als ursprünglicher, die weit häufigeren schmalen und borstlichen Formen als die abgeleiteten anzusehen haben. Die größte Flächenausdehnung tritt mit etwa 1 cm Breite bei *M. peploides* in Erscheinung, deren frühzeitige Abgliederung also auch hierdurch angedeutet wird. Im übrigen finden sich fast in allen Verwandtschaftskreisen noch Formen mit relativ breiten Laubblättern. Unter den typischeren *Minuartien* besitzt *M. cerastiifolia* Blätter, die denen der *M. peploides* noch am ähnlichsten — eliptisch bis lanzettlich — gestaltet sind. Nicht viel schmaler sind die der *M. saxifraga*, wie denn überhaupt die Sektion *Lanceolatae*, der diese beiden Arten angehören, wohl sehr kurze Blätter (*M. aretioides*) ausgebildet hat, die sich aber nie weit von der Lanzettform entfernen, die wohl etwas dicklich, nie aber rund werden können und stets von einer größeren Anzahl — über drei — Nerven durchzogen sind. Auch die *Stellaria* ähnlichen *Uninerviae* haben sich Eigentümlichkeiten bewahrt. So zeichnen sich die Arten der *Groenlandicae*

durch spatelförmige (extrem bei *M. Nuttallii*), die *Uniflorae* ebenso wie *Hymenella* durch flache linealische Blätter aus, die aber bei den meisten Arten der Sektion einnervig sind. In anderen Sektionen läßt sich sehr schön die Entstehung der pfriemförmigen Blätter aus den flachen linealischen erkennen. Bei *Euminuartia* besitzt die alte Gruppe der *Montanae*, obwohl sie nur Steppenarten umfaßt, noch ziemlich breite und vielnervige Blätter, während die übrigen einjährigen Gruppen der Sektion wie auch die *Setaceae* durch borstliche oder pfriemliche Blätter charakterisiert sind, die dann nur von drei Nerven durchzogen werden oder höchstens an der Basis noch fünfnervig sind. Ähnliches gilt auch für die *Spectabiles* und *Acutiflorae*. Die abgeleiteten Formen, die also einen mehr xerotischen Charakter besitzen, lassen unter sich noch manche Verschiedenheiten erkennen, die besonders in der Zahl der Nerven und dem Verhältnis dieser — besonders ihrer Bastbelege — zum Parenchym zum Ausdruck kommen. Die Reduktion der Nervenzahl bis auf einen finden wir bei *Alsinanthe*, *Spergella*, *Cherleria* und mehreren Arten anderer Sektionen. Im allgemeinen kann man feststellen, daß zwischen der Ausbildung des Parenchyms und Sklerenchyms insofern ein korrelatives Verhältnis besteht, als ein feuchtkaltes — arktisches und alpines — Klima den Bastbeleg wie auch die Zahl der Nerven vermindert, während ein trockeneres — mediterranes — Klima die Nerven infolge der stärkeren Entwicklung des Sklerenchyms deutlicher hervortreten läßt. Das läßt sich an ein und derselben Art, die wie *M. verna* ein sehr großes Areal bewohnt, leicht erkennen. Infolgedessen wird man die Dignität dieses Merkmals nicht so hoch einschätzen können, daß man es für einen Beweis einer monophyletischen Entstehung selbst von Sippen niederer Ordnung halten könnte. Das trifft auch für die Vorblätter zu, die bei den meisten Arten als kleinere Laubblätter ausgebildet sind. In der Sektion *Tryphane* sind sie jedoch insofern den Kelchblättern ähnlicher, als sie wie diese noch fünf bis sieben Nerven erhalten haben, während die Laubblätter deren nur noch drei besitzen. Nun tritt aber bei mehreren Hochgebirgssippen der Sektion (*M. recurva* der Alpen und *M. hirsuta* subsp. *oreina* Armeniens) eine Schwächung der Lateralnerven und eine stärkere Entwicklung des Parenchyms auf, die sicherlich ökologisch bedingt sind. Gegen die Annahme eines genetischen Zusammenhanges spricht in diesem Falle vor allen Dingen die große Lücke, die die Areale der Sippen trennt. — In vielen Fällen ist der Bastbeleg des Mittelnerven bedeutend stärker als der der Seitennerven, und dann kommen halbstielrunde Blätter zustande (*M. libanotica*, *juniperina* u. a.). In manchen Fällen sind die Epidermiszellen besonders über den Nerven mit so großen Krystalldrusen erfüllt, daß diese die Außenwand der Zellen hervorpressen. Dadurch erhalten diese ein eigenartig schuppiges Aussehen, und man kann mit einer Nadel leicht ein kratzendes Geräusch hervorrufen (*Euminuartia* § *Hispanicae*). — Die Blätter sind ganzrandig, dabei kahl oder behaart, zuweilen auch am

Rande etwas schärflich. Eigenartig ist *M. aretioides* subsp. *herniarioides* dadurch, daß die breite Spitze der Blätter von einer Reihe zilienähnlicher Haare gewimpert ist. Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Blätter in einigen Fällen eine wesentliche Charakteristik von Sektionen ergeben, daß sie meist aber nur zur Umgrenzung von Gruppen und Arten verwendet werden können.

f. Der Kelch und die Kelchblätter. Auch in der Ausgestaltung des Kelches, die wesentlich durch die Form der Kelchblätter bedingt ist, kann man parallel verlaufende Entwicklungsreihen erkennen. Gleichwohl ist der Kelch von sehr wesentlicher Bedeutung. Sehr verschieden ist sein Verhalten zur Blütezeit. Sind die Blumenblätter größer als die Kelchblätter, so bleiben diese stets aufrecht, und die Petalen neigen sich über sie hin. Sind sie kürzer, so spreizt der Kelch zur Blütezeit sternförmig auseinander, richtet sich nach der Befruchtung jedoch wieder auf und hält in der gereiften Frucht die Klappen zusammen. Nur bei *M. moehringioides* werden sie von den Klappen der Kapsel auseinandergedrängt. Andererseits hat *M. stricta* bei kurzen Petalen stets aufrechte Kelchblätter. In anderen Fällen kann man Zwischenstufen erkennen. Bei *M. graminifolia* wie auch bei manchen balkanischen Formen der *M. verna* stehen die Sepalen zur Blütezeit schräg ab, während es bei Verwandten der erstgenannten (*M. lanceolata*) zu einem völligen Spreizen kommt. Auch *M. verna* läßt einen genetischen Zusammenhang mit Sippen, deren Sepalen aufrecht sind (*Acutiflorae*), erkennen. Bei anderen Sektionen, die ausschließlich Sternblüten (*Tryphane*, *Sabulina*, *Euminuartia*, *Cherleria*) oder Trichterblüten (*Spectabiles*, *Uninerviae*, *Spergella*) aufzuweisen haben, läßt sich die Entwicklung der einen Form aus der anderen nicht mehr erkennen, oder sie hat vielmehr in diesen Sippen nicht stattgefunden. Von Wichtigkeit ist es ferner, ob die Sepalen stumpf oder spitz sind, da diese Merkmale sehr konstant auftreten. Eigenartig sind vor allem die breit linealischen und stumpfen Kelchblätter der *Spectabiles*, die mit drei verhältnismäßig breiten Nerven ausgestattet sind und zu einem zylindrischen Kelch zusammenneigen, dadurch sind sie scharf von allen übrigen Sippen getrennt. Zwar kommen auch sonst stumpfe Sepalen vor (*Spergella*, *Uninerviae* ex p., *M. caroliniana*), aber dann sind sie eiförmig oder verkehrt eiförmig, der Kelch aber schüsselförmig oder eirund. Sonst sind die Kelchblätter spitz, und dann liegen wesentliche Unterschiede darin, ob sie eiförmig und kurz bespitzt oder lanzettlich und lang zugespitzt sind, ob drei- oder mehrnervig oder undeutlich netznervig. Schließlich können die Seitennerven verschwinden, so daß nur der Mittelnerv erhalten bleibt, der von einem schmalen Streifen Assimilationsgewebe überdeckt wird, während das Gewebe zu beiden Seiten dieser Linie eine mehr oder weniger lederige oder knorpelige Konsistenz und weiße Farbe annimmt (*Euminuartia* § *Fasciculatae*, *Setaceae*). Zugleich ist diese ganze Sektion dadurch charakterisiert, daß sich

das Sklerenchym an der Basis des Kelches gegen Ende der Blütezeit sehr stark entwickelt, der Kelch selbst also erhärtet. Diese Ausbildung kann verschiedene Formen annehmen, die am gegebenen Ort zu erwähnen sein werden.

g. Die Blumenblätter. Die Blumenblätter sind weiß oder selten rot (*Psammophilae*, *Spergella*, *M. Labillardierei*). Durch besondere Zellen, die eigenartige Konkretionen enthalten, deren chemische Natur noch nicht feststeht, sind die *Minutae* in der Sect. *Sabulina* ausgezeichnet. Dadurch erscheinen die Blumenblätter im durchfallenden Licht gesprenkelt. Außer den bereits angegebenen Unterschieden der Länge kann man auch solche der Form feststellen. Oft sind sie, besonders wenn sie kürzer als die Kelchblätter sind, mehr oder weniger plötzlich in einen kurzen Nagel zusammengezogen, im übrigen dann eiförmig (*Polymechana*, *Tryphane* ex p.; *Lanceolatae* ex p. usw.) oder länglich bis lanzettlich (*Tryphane* usw.). Die größeren Petalen sind meist mehr oder weniger breit verkehrt-eiförmig und nach der Basis zu keilig verschmälert (*Spectabiles* usw.). An der Spitze sind sie dann abgerundet oder gestutzt, seltener etwas buchtig ausgerandet oder gezähnelt. Tiefer eingeschnitten sind sie nur bei einigen Arten der *Uninerviae*.

h. Das Androeceum und die Staminaldrüsen. Im Androeceum ist die normale Zahl 10. Eine Reduktion tritt in mehreren Gruppen ein, ist aber von geringem diagnostischen Wert, da sie sowohl Schwankungen unterworfen, als auch auf ganz verschiedene Ursachen zurückzuführen ist. Sie ist nämlich einmal bedingt durch die Neigung vieler Arten zur Gynodiklinie, die es nicht immer zur Verkümmerung aller Staubblätter zugleich kommen läßt, sondern oft noch mehrere gut entwickelt zeigt. Andererseits kommt es aber auch zu einer Minderung der Staubblattzahl überhaupt (*Sabulina*, *Euminuartia*), was nicht mit der Trennung der Geschlechter im Zusammenhang steht. Bei *Sabulina* hat man dieses Merkmal zur Umgrenzung von Arten, Unterarten und Varietäten benutzt. Nach den Erfahrungen bei *Stellaria media* ist aber kaum anzunehmen, daß es erblich fixiert und konstant ist. Auch Filamente und Antheren haben keine deutlichen Unterschiede aufzuweisen. Nur die Farbe der letzteren wechselt zwischen weiß, gelb und rot bis violett. Der Pollen selbst ist weiß oder hellgelb, der Farbstoff dagegen in der Thekenwandung enthalten, während Rohrbach (Monogr. Silene 1868, S. 39) für *Silene* eine Färbung des Pollens selbst angibt. — Wie bei allen *Alsineen* sind auch bei *Minuartia* die Basen der episepalen Stamina auf Drüsen mannigfaltiger Gestalt inseriert. Diese fehlen weder bei *M. setacea* und Verwandten, wie Beck (Ann. K. K. Hofm. Wien. V. 4. 1890, S. 318) meint, noch überhaupt bei einer Art, wohl aber bestehen sie zuweilen nur aus einer geringen aber immer deutlich wahrnehmbaren drüsigen Anschwellung der Staubblätter. Dies ist zugleich der einfachste Fall. Meistens sind sie aber größer und etwas

zusammengedrückt halbkugelig mit einem Nektargrübchen auf der Außen-(Rück-)Seite. Von dieser verbreitetsten Form lassen sich alle übrigen als Modifikationen ableiten. Wächst der untere Rand des Grübchens nach außen und oben, so daß er die Höhe des Drüsenrandes erreicht, so nimmt die Drüse die Gestalt eines halbierten Bechers oder eines Schwalbennestes an (*M. leucocephala*). Nun läßt sich bei *M. intermedia* die eigenartige Erscheinung beobachten, daß dieser äußere Rand in der Mitte unterbrochen wird, so daß es auf dem Rücken der Drüse zur Bildung eines rechten und linken nach der Mitte zu offenen Tales kommt. Dieser Zustand bildet den Übergang zum folgenden. Schließen sich nämlich die beiden Ränder der Grübchentäler in sich und wachsen sie noch etwas in die Höhe, sich so von der Staubblattbasis befreiend, so ergibt sich rechts und links vom Staubblatt je ein freier Becher ähnlich einer kleinen Peziza (*M. sclerantha* und *hispanica*). Bei *M. Douglasii* ist die Drüse zwar noch einheitlich geblieben, aber ihr basaler Teil ist erheblich in die Länge gewachsen und hat das Filament mit emporgehoben; auch der dorsale das Grübchen tragende Teil hat sich verlängert, so daß das Staubblatt in der Mitte der Innenseite inseriert erscheint. Das Grübchen selbst ist außen von einem verlängerten und verbreiterten, häutigen Saum eingefaßt, so daß es nach innen gerichtet ist. Da aber die Sepalen in der Blütezeit auseinanderspreizen, ist auch hier der abgesonderte Honig leicht zugänglich. Eine apikale Verbreiterung der Drüse, wie sie schon bei der Schwalbennestform zu beobachten ist, tritt häufig auf, ohne daß dabei jedoch das Grübchen die dorsale Lage verläßt. Wachsen die beiden öhrchenförmigen Zipfel der verbreiterten Drüse in die Länge, so erweckt es den Anschein, als ob zwischen zwei Staubblättern je eine ganze Drüse stünde, diese also in der Zehnzahl vorhanden wären (*M. bosniaca*, *M. sedoides*, *M. peploides*). In jedem Falle lassen sich aber die zu beiden Seiten eines episepalen Staubblattes stehenden Höcker als Teile der zu diesem gehörigen Drüse daran erkennen, daß das an der Basis des Fruchtknotens zusammenhängende Drüsengewebe vor den epipetalen Staubblättern viel tiefer ausgebuchtet ist als vor den episepalen; oder mit anderen Worten, die besagten Drüsen hängen unter den episepalen Staubblättern höher hinauf zusammen als vor den epipetalen. Diese Mannigfaltigkeit in der Ausbildung gibt auch ein Mittel zur Klärung der morphologischen Natur der Drüsen. Es stehen sich zwei Anschauungen gegenüber, denn die Ansicht, daß sie Staminodien darstellen (Braun, Döll), ist bereits von Eichler (Blütendiagr. II. XX.) widerlegt worden. Er selbst (l. c. p. XX, 74, 113) hält sie für Diskusgebilde oder Anhängsel der Staubblätter, während Glück (Blatt- u. blütenmorph. Stud. 1919, S. 658—659) ihre Stipularnatur zu erweisen sucht. Glück berücksichtigt jedoch nur die geteilten Drüsen der *M. peploides*. Wenn wir jedoch bedenken, daß sich diese nur bei wenigen Arten als sekundäre Differenzierung aus einheitlichen Drüsen, die weitaus häufiger sind, ent-

wickeln, so wird man sie kaum als Nebenblätter deuten können. Dagegen spricht auch die dorsale Stellung, wie sie ganz extrem bei *M. Douglasii* ausgebildet ist. Der Umstand, daß das Drüsengewebe als zusammenhängender Ring die Basis des Fruchtknotens, der ihn auf einem kleinen Stielchen durchragt, umgibt, läßt dagegen die Deutung als Diskuseffiguration des Blütenbodens als sicher erscheinen. Der Ring selbst ist am Rande gekerbt. Die Kronstaubblätter stehen in den Buchten, die Kelchstamina auf den in mannigfaltiger Form auftretenden Höckern des Ringes. — Die Oberfläche der Drüsen ist fast immer völlig glatt. Nur bei *M. moehringioides* und *M. Wettsteinii*, die im übrigen nichts miteinander gemein haben, ist sie mit einer großen Zahl kleiner ein- bis wenigzelliger, dünnwandiger Härchen besetzt. Ob diese den Honig absondern oder ob sie als Fraßhaare dienen, ist am Herbarmaterial schwer zu entscheiden. Das letztere könnte man für wahrscheinlicher halten, denn die Blüten anderer Arten werden sehr gerne von Ameisen besucht, denen der offen liegende Honig leicht zugänglich ist. Sie machen sich allerdings durch Abbeißen von Griffel und Staubblättern sehr schädlich. — Eine genaue Untersuchung der Drüsen war deshalb geboten, weil Williams (Journ. Linn. Soc. XXXIII. 1897, p. 328, 333) dieses Merkmal in der verwandten Gattung *Arenaria* zur Charakterisierung von Untergattungen benutzt hat, allerdings in wenig glücklicher Weise, wie mir scheint. In der Gattung *Minuartia* haben selbst nächstverwandte Arten wie *M. setacea* und *M. bosniaca*, die sich erst — geologisch gesprochen — in jüngster Zeit differenziert haben können, in ihren Staminaldrüsen die größten Gegensätze aufzuweisen, wie sich denn überhaupt gerade die Sektion *Euminuartia*, zu der diese beiden Arten gehören, großer Mannigfaltigkeit in dieser Beziehung zu erfreuen hat. Und doch ist sie sehr einheitlich in ihren anderen Charakteren, wenn sie auch aus mehreren sehr verschieden alten Gruppen besteht. Nur die Sektion *Greniera* hat ihre besondere Drüsenform. Auch die monotypischen *Honckenya*, *Hymenella* und *Cherleria* haben eigenartige Drüsen, die aber bei Arten anderer Sektionen ihre Gegenstücke finden.

Die beiden Staubblattkreise sind meist ungefähr in derselben Höhe inseriert, doch werden die episepalen durch die Drüsen oft nach innen gedrängt. Nur bei *M. procumbens* sind sie in zwei Kreisen angeordnet, in der Weise, daß die Kronstamina viel weiter außen zu stehen kommen als die anderen. Dennoch ist die wirkliche Insertion von der typischen nicht verschieden. Vielmehr ist der untere Teil der Kronstaubblätter nur mit dem Nagel der Blumenblätter verwachsen, und beides zusammen ist wiederum dem etwas konkaven oder flach schüsselförmigen Blütenboden angewachsen, so daß beide Organe dem Rand desselben zu entspringen scheinen. Bei genauer Beobachtung läßt sich aber das Verwachsungsprodukt als solches leicht als schmale Leiste wahrnehmen, die zwischen den Kelchstaubfäden beginnt und bis zum oberen Rande des Blütenbodens

verläuft. Es liegt also auch in diesem Merkmal der *M. procumbens* ebensowenig ein prinzipieller Unterschied wie in der Lage der Keimblätter (vgl. oben, so daß nichts dazu zwingt, diese Art als besondere Gattung abzutrennen.

i. Das Gynaeceum. Das Gynaeceum ist meist oberständig. Nur bei *M. hispanica* und *M. sclerantha* kommt es zu einer Einsenkung ähnlich wie bei *Thurya* und *Thylacospermum.* Der Fruchtknoten wird dadurch halbunterständig. In dieser Gruppe scheint ein freilich sehr weit zurückliegender Zusammenhang mit *Scleranthus* zu bestehen (vgl. unten). — Die reife Kapsel läßt in ihrer Gestalt einige Unterschiede erkennen. Sie ist entweder fast kugelig (*M. Rossii, M. Douglasii*), kegelförmig (*Spectabiles*) oder dreikantig pyramidenförmig (*Euminuartia*), zuweilen auch in ein kurzes Schnäbelchen ausgezogen (*M. brevifolia*). Die Kanten sind zuweilen stark verdickt und erhärtet (*M. lanceolata*). Die Oberfläche ist glatt oder warzig (*Spectabiles*). An der Bildung dieser Knötchen beteiligt sich nicht die ganze Außenwand der Epidermiszellen gleichmäßig, sondern es wölbt sich nur das eine Ende der langgestreckten Zellen empor und schiebt sich sogar über den Beginn der nächsten.

k. Die Samen. Bei den Samen ist auf die Form, die Zahl und die Struktur der Testa zu achten. Die Wertigkeit ähnlicher Bildungen schwankt hier in verschiedenen Sippen ganz außerordentlich. Meist sind die Samen etwas unsymmetrisch nierenförmig mit schmälerem Mikropylarende, das bei *Euminuartia* oft etwas schnabelförmig ausgezogen, gerade oder nach innen gekrümmt ist. *M. procumbens* hat mehr hufeisenförmige Samen mit konkaver Rückenfläche, die sonst allgemein breit gewölbt, gratartig spitz oder flach ist. Durch besonders kleine Samen sind viele Arten von *Sabulina* und *M. Kashmirica* ($^1/_2$ mm Durchmesser) ausgezeichnet, während *M. peploides* mit 2,5 mm Durchmesser die größten Samen hat, deren Rücken sehr stark aufgetrieben ist. Eine Minderung der Samenzahl, deren bei vielen Arten 20—30 vorhanden sind, findet bei *M. moehringioides,* wo nur 1—3 entwickelt sind, und in der Gruppe der *Hispanicae* statt. In dieser besitzt *M. hamata* konstant nur noch einen. Dieses Merkmal veranlaßte Linné zur Aufstellung seiner *Queria.* Aber auch bei den dieser nächstverwandten Arten macht sich eine Reduktion bis auf sehr wenige geltend, deren unterster genau so in der reifen Kapsel liegt wie der einzige bei *M. hamata,* d. h. mit dem breiten Chalazaende den unteren Teil der Kapsel einnehmend, die Mikrophyle nach oben gewendet. Also auch hier ist nur ein gradueller Unterschied festzustellen. Sehr mannigfaltig ist die Ausbildung der Testa. Eine völlig glatte und glänzende Samenschale, wie sie bei vielen *Moehringien* und *Arenarien* zu beobachten ist, kommt bei keiner *Minuartia* vor. Mindestens ist sie schwach querrunzelig (*M. stricta, Rossii, Michauxii* usw.) oder körnig rauh (*M. juniperina, laricifolia* subsp. *striata* usw.). Bei Arten mit dieser Testastruktur begegnen uns häufig

schon Sippen, die auf dem Rücken der Samen mit einem Kranz kurzer spitzer oder am Ende knopfig verdickter Stacheln versehen sind (*M. setacea, fasciculata, laricifolia, verna* usw.). Diese Sippen können geographisch gesondert oder unregelmäßig zwischen den anderen verteilt sein. Das Extrem in dieser Beziehung bilden breite, flache, am Ende abgerundete oder mehr oder weniger zugespitzte Papillen (*Lanceolatae*, *M. capillacea*). Diese Emergenzen sind entweder auf die Rückenfläche beschränkt, oder sie sind auch auf den Seiten, nach unten allmählich kleiner werdend, ausgebildet. Bei *M. hamata* bestehen sie am Chalazaende aus ziemlich langen dünnen Borsten. Eine ganz eigenartige Sonderstellung nimmt *M. Douglasii* ein, deren Samen, wie bei vielen *Spergularien*, von einem breiten häutigen Saum eingefaßt werden und dadurch ein diskusförmiges Aussehen erhalten.

l. Die Diklinie. Die starke Neigung unserer Arten zur Diklinie, die in den weitaus meisten Fällen als Gynomonoecie und Gynodioecie auftritt, ist bereits erwähnt worden (vgl. auch A. Schulz, Bibl. Bot. X. 1888; Warming, Meddel. om Grönl. XXXVII. 1920). Nun war bisher nur bei *M. peploides* auch das Vorhandensein männlicher Blüten (vgl. z. B. Warming, l. c. p. 312) neben den weiblichen bekannt geworden, und man hatte dieses Merkmal als wesentlich zur Charakterisierung der Gattung *Honckenya* herangezogen. Nun ist aber festzustellen, daß ein Gleiches auch bei *M. sedoides* zur Ausbildung kommt. Im hiesigen Botanischen Garten werden zahlreiche Polster der Pflanze kultiviert, die alle bis auf ein kleines durchaus nur männliche Blüten mit kleinen Gynaeceen und sehr kurzen, stets zusammenneigenden Griffeln, die nie empfängnisfähig werden, hervorbringen. Sie blühen stets sehr reichlich und mehrmals im Jahre. Nur bei dem erwähnten kleinen Polster konnten im vorigen Jahre reife Kapseln beobachtet werden; es war dann aber leider zu spät, um festzustellen, ob es sich um eine weibliche oder um eine zwittrige Pflanze handelt. In diesem Jahre blühte sie nicht wieder. Daß in den Alpen nie die Androdioecie von *M. sedoides* beobachtet worden ist, liegt vielleicht daran, daß man diese Form für den männlichen Zustand einer proterandrischen Art hielt, deren Griffel eben erst in Entwicklung begriffen war. Tatsächlich sind ja viele *Minuartien* proterandrisch. Möglicherweise sind aber die männlichen Pflanzen nur ein Kulturprodukt, während in den Alpen nur zwittrige und weibliche Blüten ausgebildet werden (Knuth, Handb. Blütenb. II. 1898, S. 184). Für die systematische Wertung dürfte die Entscheidung dieser Frage aber ziemgleichgültig sein. Die Feststellung der Möglichkeit, daß androdikline Pflanzen in verschiedenen Sippen auftreten können, genügt allein, um dem Merkmal die Gattungsdignität zu entziehen, und das um so mehr, wenn man bedenkt, wie wenig fixiert die Diklinie in der Gattung *Minuartia* und bei den *Alsineen* überhaupt ist, wie sehr sie erst noch im Werden begriffen ist.

4. Einteilung der Gattung in Sektionen und Gruppen und deren Verbreitung.

Es wird auffallen, daß sich im vorigen einige Artnamen bei Erwähnung eigenartiger Organgestaltungen oft wiederholten. Es sind das monotypische oder wenige Arten umfassende Sippen, die hier als Sektionen aufgefaßt werden, denen aber oft auch Gattungsrang zuerkannt worden ist. Wir sahen, daß ihre Eigenarten nur besondere Modifikationen und nicht prinzipiell neue Erwerbungen sind. Daraus folgt ihr freilich weit zurückliegender genetischer Zusammenhang mit den echten *Minuartien*. Sie stellen Reste einer tertiären Ebenenflora dar, die für das Verständnis der Entwicklung der Sippen und Herausgestaltung der heutigen Areale von hoher Bedeutung sind. Aber nicht nur ihre Morphologie, sondern auch ihre heutige Verbreitung spricht für diese Auffassung, denn sie sind meist Endemiten Nord- und Zentralamerikas, wo sich ja ältere Zustände in viel höherem Grade erhalten haben als in Europa, oder sie haben doch von hier aus ihre weitere Verbreitung gefunden. Diese Sippen haben zugleich auch noch manches bewahrt, was an verwandte Genera (*Stellaria*, *Spergularia*) erinnert. Mag man das nun so auffassen, daß diese ausgleichenden Charaktere aus einer Zeit stammen, in der die Gattungen der *Alsinoideen* noch nicht differenziert waren, oder mag man sie für Konvergenzerscheinungen innerhalb der wohl geschiedenen Gattungen halten, deren Plasmastruktur aber noch nicht so einseitig fixiert war, daß sie nicht ähnliche Bildungen auftreten ließ, stets wird man diese Sippen für sehr alt und relativ ursprünglich halten müssen trotz der später hinzugekommenen Sonderheiten. Es handelt sich um folgende Sektionen.

Greniera, mit *M. Douglasii*; vielleicht ist auch *M. Howellii* hierher zu ziehen. Sie ist ausgezeichnet durch die eigenartig verlängerten Drüsen der äußeren Staubgefäße und durch die breit hautrandigen Samen, die, wie auch der Habitus, an *Spergularia* gemahnen. Sie ist beschränkt auf das pazifische Nordamerika, wo sie hauptsächlich im Küstengebiet von Neukalifornien und Arizona bis zum südlichen Oregon verbreitet ist. In der Sierra Nevada steigt sie nur bis 1200 m auf.

Honckenya weicht u. a. durch die großen eiförmigen oder oblongen Blätter von allen übrigen ab. Mehreres deutet (vgl. oben) darauf hin, daß die einzige Art dieser Sektion (*M. peploides*) von Nordamerika und Nordostasien ihren Ausgang genommen hat. Hier tritt sie auch am formenreichsten auf. Sie gewann schon frühzeitig ein zirkumpolares Areal, besiedelt alle Nordküsten Europas und dringt an der Westküste Spaniens ins Mediterrangebiet ein. Sie wird auch von Patagonien angegeben; und sollte sich ihr dortiges Areal, wie WILLIAMS meint, als ursprünglich erweisen, so würde auch das sehr für die amerikanische Provenienz dieser Art sprechen.

Hymenella ähnelt im Habitus und durch den vierkantigen Stengel noch am meisten von allen *Minuartien* der Gattung *Stellaria*. Aber sie hat dreiklappige Kapseln und ganzrandige Blumenblätter, und ist im übrigen durch die sternförmig spreizenden Klappen und die breiten mit kurzen Glashaaren besetzten Drüsen ausgezeichnet. Die einzige Art *M. moehringioides* ist auf Südmexiko beschränkt.

Während nun *Hymenella* eine entfernte Verwandtschaft zu den *Uninerviae* hat, stehen *Greniera* und *Honckenya* völlig isoliert. Ihnen äquivalent sind zwei mediterrane Sippen, die auch keinen Anschluß an andere Formenkreise erkennen lassen. Beide sind durch anliegende Keimblätter und meist rote, seltener weiße Petalen charakterisiert.

Spergella, einjährige Kräuter mit starren einnervigen Blättern. Die beiden Arten *M. picta* und *M. formosa* sind von der Sinaihalbinsel und dem südlichen Kleinasien durch Mesopotamien bis Persien verbreitet, die letztgenannte aber nur von zwei Standorten bekannt geworden.

Psammophilae, sie enthalten nur die ziemlich formenreiche *M. procumbens*, die in manchen Formen noch sehr breite Blätter besitzt und sonst dadurch abweicht, daß die inneren Staubblätter mit den Blumenblättern teilweise verwachsen sind (vgl. oben). Sie ist von den Canarischen Inseln durch das Mittelmeergebiet bis Griechenland und Nordafrika verbreitet und nimmt hier die Stelle der nördlichen *M. peploides* ein, findet sich aber auch im Binnenlande.

Trotz der sehr abweichenden Sonderheiten, die jede einzelne der vorgenannten Sektionen aufzuweisen hat, lassen sich doch einzelne gemeinsame Züge feststellen, die zwar an sich von geringerer Bedeutung sind, die aber doch den weit zurückliegenden Zusammenhang illustrieren. Da sind zunächst die oft noch eine ziemlich große Oberfläche entwickelnden Laubblätter zu erwähnen, die jedoch bei *Greniera* und *Spergella* schon sehr schmal geworden sind. Die Kelchblätter sind zwar stumpf aber dabei eiförmig, so daß ein eiförmiger oder halbkugeliger Kelch zustande kommt. Auch treten die Nerven der krautigen Sepalen noch nirgends stark hervor, sie sind auch bei keiner so scharf gesondert wie bei den übrigen Sektionen, vielmehr mehrfach netzig verzeigt mit anastomosierenden Enden. Die Kapsel ist breit eiförmig oder fast kugelig. Die Petalen sind meist sehr klein, aber bei *M. groenlandica* und anderen Arten der *Uninerviae* werden sie bereits sehr groß, breit, verkehrt-eiförmig und an der Basis keilig verschmälert, ganz so wie bei *Spergella*. Die Sepalen sind bei beiden in der Blüte aufrecht aber an der Basis etwas konvex nach außen gekrümmt, so daß die Blüten dieser Arten einander sehr ähnlich werden.

Uninerviae. An *Hymenella* schließen sich nun, wie bereits erwähnt, die im gemäßigten atlantischen Amerika verbreiteten *Uninerviae* an, die durch die oft ziemlich tief ausgerandeten Blumenblätter besonders stark an *Stellaria* gemahnen. Mehrere Arten (*M. uniflora* und *M. Nuttallii*)

wurden erst kürzlich von Small als Minuartien erkannt, zum Teil allerdings auch schon von Fenzl, dessen Vorgehen aber nicht befolgt wurde, so daß die Arten in fast allen amerikanischen Floren bei *Stellaria* untergebracht sind. *M. uniflora* hat noch einen, wenn auch sehr schwach vierkantigen Stengel, und die Infloreszenz ist als Sympodialtraube ausgebildet. Was sie sonst der *M. moehringioides* ähnlich macht, das sind die stumpf eiförmigen undeutlich netznervigen Sepalen (*M. uniflora*, *M. Nuttallii*, *glabra*, *groenlandica*, *brevifolia*). Eine andere Art dieser Sektion ist aber bereits durch spitzeiförmige und stark drei- (bis fünf-)nervige Kelchblätter ausgezeichnet (*M. patula*), während sie im Habitus und in der Gestalt der Petalen der *M. uniflora* sehr ähnelt. Von diesen beiden unterscheiden sich die drei anderen durch die an der Basis der Stengel gehäuften Blätter. Diese sind bei allen noch ziemlich breit, linealisch oder spatelförmig, am breitesten bei *M. Nuttalli*. — *M. groenlandica* überschreitet die Grenzen des gemäßigten Ostamerika und ist sogar bis nach Westgrönland gelangt.

Sclerophylla. Die bei den ein- oder zweijährigen *Uninerviae* erfolgte Differenzierung der Kelchblätter finden wir auch in der Sektion *Sclerophylla*. Hier hat *M. caroliniana* die Sepalen der *M. groenlandica*, und *M. Michauxii* die der *M. patula*. Beide unterscheiden sich aber durch den ausdauernden Wuchs und die starren, von einem stark hervorspringenden Mittelnerv durchzogenen Laubblätter. Fenzl vereinigte jene mit den *Spectabiles*, diese mit *Alsinanthe*. Das ist aber rein künstlich und konnte nur geschehen, solange der Formkreis der *Uninerviae* noch nicht völlig bekannt war. Auch diese Arten sind auf das atlantische Nordamerika beschränkt. Eine dritte (*M. pungens*) schließt sich zwar in der Ausbildung der Laub- und Kelchblätter an die beiden anderen an, so daß sie möglicherweise eine Sonderbildung des pazifischen Amerika aus demselben Stamme ist. Vielleicht ist sie aber auch eher mit gewissen Arenarien in Beziehung zu bringen.

Acutiflorae. Es ergibt sich somit, daß die abgeleiteten Sektionen des atlantischen Nordamerika noch in einem lockeren Zusammenhang mit solchen stehen, die man als Reste einer alttertiären Flora aufzufassen hat. Dabei ist es aber in keiner Gruppe zu einem bedeutenderen Formenreichtum gekommen. Im weiteren Mittelmeergebiet und den an dieses grenzenden Hochgebirgen finden sich Formen, die in ihrer Blütenbildung an *M. patula* und mehr noch an *M. Michauxii* erinnern, die auch zum Teil flache linealische Blätter besitzen (Sektion *Acutiflorae*). Diese werden in ähnlicher Weise aus *Stellaria* ähnlichen Typen entstanden sein wie jene, nur sind die älteren Formen in Europa nicht mehr erhalten geblieben. An eine direkte Verbindung der *Acutiflorae* mit den *Uninerviae* ist jedoch nicht zu denken; beide sind vielmehr als räumlich getrennte Parallelentwicklungen aufzufassen, denn die *Acutiflorae* lassen in ihren dislozierten Arealen eine schon im Tertiär vorhandene weite Verbreitung im Mittelmeergebiet er-

kennen. Im Laufe der Zeit haben sich in dieser Sektion drei Gruppen herausgebildet. Die *Flaccidae*, die mit dünnen linealischen Blättern ausgestattet sind, dürften dem Prototyp noch am nächsten stehen. Sie umfassen vier Arten, von denen *M. rimarum* auf den cilicischen Taurus beschränkt ist. In den Alpen haben sich erst im Verlauf der Eiszeit eine östliche (*M. austriaca*) und eine westliche (*M. flaccida*) Art herausgebildet. Der letzteren sehr ähnlich und vorläufig spezifisch von ihr nicht zu trennen sind die Sippen, die sich im Kaukasus, Ural, Turkmenen, Tienshan und Altai erhalten haben. Nur im westlichen Himalaya tritt eine besondere, aber nahe verwandte Art (*M. Kashmirica*) auf. Die *Juniperinae*, die mit ihren starren, harten Blättern einem trockeneren Klima entsprechen, verbinden in glücklicher Weise die unterbrochenen Areale der *Flaccidae*. Sie finden sich von Griechenland und Palästina durch ganz Kleinasien (*M. juniperina*) bis Armenien, Persien, Turkmenen, Afghanistan und zum westlichen Himalaya (*M. lineata* und *Aucheriana*). Von hohem Interesse ist es nun, daß in der Gruppe der *Heldreichianae* eine Blattform zustande kommt, die der der *M. verna* sehr ähnlich ist. *M. Heldreichiana* und *M. pontica*, die im südlichen und nordöstlichen Kleinasien heimisch sind, haben pfriemliche, fast zusammengefaltet erscheinende Blätter, deren drei Nerven entweder fast gleich stark sind, oder deren Mittelnerv stärker ausgebildet ist als die Seitennerven, wodurch die Blätter mehr oder weniger halbstielrund werden. *M. Pichleri* des Peloponnes hat zwar noch etwas breitere Blätter als jene, aber die Form ist fast die gleiche. Zudem werden bei ihr die Petalen kürzer und die Kelchblätter weniger spitz, so daß auch hierin eine Annäherung an *M. verna* erkennbar wird, von der übrigens auch eine Sippe (*Alsine Paui* Willk.) noch durch schlaffere und ziemlich breite Blätter ausgezeichnet ist. Ähnliche Übergänge von *M. flaccida* zu *M. verna* (bes. *debilis* Turczan.) lassen sich auch im Altai erkennen, so daß ein mehrfacher Zusammenhang der *Acutiflorae* mit der Sektion *Polymechana* wahrscheinlich wird. Andererseits führt vielleicht der gleiche Vorgang auch in Nordamerika von *M. Michauxii* zu *M. verna*, was aber noch sehr unsicher ist. Vielleicht sind *Arenaria litorea* Fernald und *Ar. Dawsoniana* Britton so zu deuten (vgl. unten). *Polymechana* unterscheidet sich aber sehr gut von den *Acutiflorae* durch die kurzen Petalen, die am Grunde plötzlich zu einem kurzen Nagel verschmälert sind, und durch die zur Blütezeit spreizenden Sepalen. Vermutlich hängen diese Merkmale jedoch korrelativ zusammen. Die ganze Formengruppe der *Polymechana* wird vorläufig nach dem Vorgange von Fenzl unter dem Namen *M. verna* zusammengefaßt, die von allen *Minuartien* die größte Verbreitung erlangt hat. Sie findet sich in einem schwer entwirrbaren Sippenschwarm auf allen höheren Gebirgen Süd- und Mitteleuropas, greift nach Nordafrika über, bildet in Ungarn einen Bestandteil der Steppenflora, findet sich in Mitteldeutschland auf niederen Gebirgen, und dehnt ihr Areal durch das nördliche Kleinasien

zum Kaukasus aus. Ein zweiter ebenso großer Formenkreis hat sich in den Südsibirischen Gebirgen ausgebreitet. Und von diesen Sippen ist wahrscheinlich das zirkumpolare Areal gewonnen worden mit seinen Ausläufern in den Ural, den Kaukasus, nach Skandinavien, Schottland, Westamerika und in die Rocky Mountains.

Sabulina. Nun ist aber bei zwei anderen Gruppen der Zusammenhang europäischer Formen mit solchen des pazifischen Nordamerika noch deutlicher erhalten geblieben, so daß eine Trennung nach Sektionen nicht mehr möglich wird. Die *Californicae* und *Tenuifoliae* sind als *Sabulina* zu vereinigen, da sich kein durchgreifender Unterschied mehr auffinden läßt. Die *Californicae* sind durch sehr zierliche Stengel, durch dickliche spatelförmige Blätter ähnlich den *Groenlandicae* und durch gesprenkelte Petalen ausgezeichnet. Dieselbe Blattform hat innerhalb der *Tenuifoliae* aber auch noch die alte mediterrane Küstenpflanze *M. thymifolia.* An eine nähere Verwandtschaft der *Californicae* und *Groenlandicae* ist kaum zu denken, die eiförmigen, kurzen, in einen Nagel zusammengezogenen Petalen, die meist stark dreinervigen, mehr oder weniger spitzen Kelchblätter und der lockere Wuchs der *Californicae* sprechen dagegen. Die Areale der *Californicae* und *Tenuifoliae* sind übrigens auch sehr genähert, denn die östlichste Art der letzteren (*M. Regeliana*) ist durch die Kirgisenhorden bis in die Dsungarei verbreitet, und dann findet sich *M. tenella*, eine echte *Tenuifolia*-Art, die Fenzl sogar mit *M. tenuifolia* spezifisch vereinigen wollte, in Oregon und Britisch Columbien. Südlich daran schließt sich das Areal der *Californicae* von Oregon bis Californien (*M. californica*, *M. pusilla*). Merkwürdig ist nun, daß die dritte Art der Gruppe, *M. minuta*, die der *M. californica* sehr nahe steht, als einzige südamerikanische Art der Gattung überhaupt sich im mittleren Chile findet. Die *Tenuifoliae* sind durch das ganze Mediterrangebiet verbreitet und haben ihren größten Formenreichtum in Kleinasien. Dagegen sind *M. viscosa* und *M. tenuifolia* subsp. *Vaillantiana* Mitteleuropa eigentümlich.

Euminuartia. In engster Beziehung zu *Sabulina* steht die Sektion *Euminuartia*, die aber nicht wie jene nur Sommerannuelle, sondern auch zweijährige und ausdauernde Kräuter und Halbsträucher umfaßt. Sie unterscheidet sich von allen anderen Sektionen dadurch, daß der Kelch zur Fruchtreife mehr oder weniger stark an der Basis erhärtet. Große Verschiedenheiten in der Ausbildung der Laubblätter, des Kelches und des Habitus bringen eine bedeutende Mannigfaltigkeit in diese artenreichste Sektion der Gattung (25 Arten), deren Extreme aber durch Zwischenstufen verbunden sind, so daß eine Trennung unmöglich wird. Die einjährige Gruppe der *Montanae* hat noch flache linealische Laubblätter und einen distinkt dreinervigen Kelch. Ihre Hauptentwicklung liegt im östlichen Mittelmeergebiet. Daß sie aber früher weiter verbreitet waren, bezeugt *M. montana*, die im westlichen Kleinasien, Armenien und Westpersien

vorkommt und dann mit Überspringung Griechenlands und Italiens in Spanien und Algier ein disjunktes Areal hat. Teilweise wird diese Lücke durch *M. globulosa* überbrückt, die nach Westen bis Dalmatien vordringt. Die anderen Arten sind auf Vorderasien beschränkt. Am weitesten nach Osten geht *M. Meyeri*, die sich noch in Pundjab, Pamir und Turkestan findet. Eine ähnliche Arealgestaltung hat sich bei den *Hispanicae* herausgebildet, die durch schmale, an der Spitze hakig gekrümmte und auf den Nerven mit starken Krystalldrüsen versehene Kelchblätter und durch pfriemliche Laubblätter unterschieden sind. *M. hispanica* ist auf Spanien, *M. sclerantha* auf das nördlichste Kleinasien, Armenien und Nordwestpersien beschränkt. Hier findet sich auch *M. hamata*, die aber nach Westen durch das südliche Kleinasien und die Balkanhalbinsel bis Serbien vordringt. In Italien fehlt sie, tritt aber wieder in Algier und Spanien auf. Der verschiedene Grad der Arealunterbrechung im mittleren Mediterrangebiet bezeugt eine ehemals viel weitere Verbreitung und läßt andererseits im Verein mit den vielen morphologischen Eigentümlichkeiten auf ein sehr hohes Alter dieser scharf voneinander geschiedenen einjährigen Steppenpflanzen schließen. Die Verbindung mit den anderen Gruppen vermittelt einmal die ausdauernde, auf den Gebirgen des südlichen Kleinasien heimische *M. leucocephala*, die noch dreinervige Kelchblätter hat, und andererseits die einjährige *M. campestris*. Sie ist, wie überhaupt die *Fasciculatae* und *Setaceae* dadurch ausgezeichnet, daß die Seitennerven der Sepalen schwinden. Der Mittelnerv nur ist von einem Streifen grünen Gewebes bedeckt, während das Gewebe zu beiden Seiten eine lederige oder knorpelige Konsistenz und weiße Farbe annimmt. Die beiden genannten Gruppen sind nicht sehr scharf voneinander getrennt, da manche Arten der *Fasciculatae* auch ausdauernd werden können (*M. glomerata* var. *velutina*). Im allgemeinen ist die Entwicklung von Partialinfloreszenzen am Blütenstengel bei den *Fasciculatae* reicher als bei den *Setaceae*. Im Habitus und dem Areal — sie bewohnt Spanien, Algier und Tunis — schließt sich *M. campestris* noch an die *Montanae* an, während die meisten anderen Arten der *Fasciculatae* im nördlichen Teil des Mittelmeergebiets und im südlichen Europa verbreitet sind. In Kleinasien ist bisher nur die kleine *M. urumiensis* zweimal gefunden, sonst fehlt diese Gruppe dort. Von Osten nach Westen folgen sich die Arten *M. glomerata* (Südrussische Steppe, nördliche Balkanhalbinsel bis Westungarn), *M. fasciculata* (Westungarn, Illyrische Länder, auf beiden Seiten die Alpen umgreifend bis in die Pyrenäen), *M. Funkii* (Ostspanien, Marokko). Die *Setaceae* hingegen fehlen Spanien völlig mit Ausnahme der Pyrenäen, sind aber durch ganz Kleinasien bis zum Euphrat in großer Formenfülle verbreitet (*M. anatolica*, *leucocephaloides*, *Tchihatchewii*, *erythrosepala*, *libanotica*). *M. setacea* ist als pontische Pflanze zu bezeichnen, denn sie hat ihr Hauptareal vom Kaukasus durch die südrussische Steppe, von wo sie bis in den Ural gelangt ist, Ungarn, Öster-

reich bis Süddeutschland und Mittelfrankreich. In den Westalpen, im zentralfranzösischen Berglande und den Pyrenäen ist sie durch *M. rostrata* vertreten, die als diluviale Abspaltung von der *M. setacea* anzusehen ist. In ähnlicher Weise hat sich in Bosnien, der Herzegowina und Montenegro erst in jüngster Zeit *M. bosniaca* gebildet, während im Nordosten der Balkanhalbinsel noch *M. setacea* vorkommt. In Griechenland hat sich eine alte scharf geschiedene Art erhalten (*M. confusa*). Bei dem völligen Fehlen der *Setaceae* in Spanien, Italien und Sizilien ist ihr Wiedererscheinen in Algier und Marokko (*M. stereoneura* und *M. rostrata* var. *atlantica*) bemerkenswert. Und als einzige Art der Gattung besiedelt *M. filifolia* die Gebirge Abyssiniens und des südwestlichen Arabiens. Das weist auf eine ehemalig viel weitere Verbreitung der Sektion im Mediterraneum hin. Zur Bildung echter Hochgebirgsformen ist es in der ganzen Sektion nicht gekommen.

Tryphane. In der Sektion *Tryphane* gelangen bei *M. hirsuta* subsp. *frutescens*, die in Ungarn heimisch ist, Kelchblätter zur Ausbildung, die durch Schwinden der Seitennerven denen der *Setaceae* ähnlich werden, so daß man daran denken könnte, die *Setaceae* als aus *Tryphane* entwickelt aufzufassen. Da aber bei der genannten Art die Seitennerven doch noch erkennbar sind, die Ausbildung also nie den extremen Grad wie bei den alten *Setaceae* erreicht, muß man sie für eine besondere, jüngere Bildung, also als Konvergenzerscheinung auffassen, wenn man die Pflanze nicht für einen im gemeinsamen Areal von *M. hirsuta* und *M. setacea* entstandenen lebensfähigen Bastard halten will. Im übrigen ist *Tryphane* durch die fünf- bis siebennervigen Kelch- und Vorblätter, pfriemliche dreinervige Laubblätter, in der Blüte spreizende Sepalen und schwach rauhe oder kurzstachelige Samen wohl umgrenzt. Es ließe sich auch daran denken, daß *Tryphane* mit den *Lanceolatae* gemeinsamer Abstammung sei, mit denen sie die Kelchnervatur verbindet. Zudem nähert sich auch *M. Engleri*, ein alter Endemit Süditaliens, in seiner dichtrasigen Wuchsform den *Lanceolatae*, ist aber doch eine echte *Tryphane*-Art. Sollten die angenommenen Beziehungen bestehen, so müssen sie doch sehr weit zurückliegen und sind längst nicht so klar wie zwischen den *Acutiflorae* und *Polymechana*. Ein zweiter älterer Typ ist *M. eurytanica* Griechenlands. Die anderen Arten sind von *M. hirsuta* abzuleiten, die in mehrere Sippen gespalten, die Ebene und montane Region Südosteuropas und Kleinasiens bewohnt. Aus ihr sind als Hochgebirgsformen in Armenien, *M. hirsuta* subsp. *oreina*, in den Alpen *M. recurva*, in den mediterranen Gebirgen *M. iuressi* und im Balkan mit beschränkter Verbreitung *M. bulgarica* entstanden. Daß *M. hirsuta* selbst auch im westlichen Mediterrangebiet einst weiter verbreitet war, beweist die *M. iuressi* des zentralfranzösischen Berglandes (*Alsine Thevenaei*), die der Stammart noch sehr nahe steht.

Lanceolatae. Sieht man von den erwähnten unsicheren Beziehungen

zu *Tryphane* ab, so stehen die *Lanceolatae* völlig isoliert. Der sehr dichtrasige, oft polsterförmige Wuchs, die breiten lanzettlichen vielnervigen Laub- und Kelchblätter, und die mit einem Kranz breiter Papillen umrandeten Samen geben ihr etwas sehr Eigenartiges und Altertümliches. Und das kommt auch in der Arealgestaltung zum Ausdruck, denn jede der scharf umgrenzten Arten hat ein verhältnismäßig kleines und meist auch isoliertes Areal. Wir kennen also aus dieser Sektion nur noch die letzten Überreste einer weiten, das ganze Mittelmeergebiet beherrschenden Verbreitung, ähnlich wie bei den *Ramondien* und *Haberleen*, nur daß in unserem Falle die Verhältnisse noch etwas günstiger liegen, da auch die Alpen ihre Formen erhalten haben. In den Pyrenäen findet sich nur noch an wenigen Stellen *M. cerastiifolia*. In den Alpen ist *M. grineensis* auf die westlichen Stöcke der Bergamasker Alpen beschränkt, dagegen ist *M. lanceolata* durch die ganze Kette verbreitet, hat aber eine ursprünglichere Form (subsp. *Clementei*) in den Cottischen Alpen. Den Alpen eigentümlich ist ferner *M. aretioides*, die man zwar als besondere Sektion (*Somerauera*) auffassen wird, da sie in den äußeren Blütenquirlen vierzählig ist, deren enge Verwandtschaft mit den *Lanceolatae* aber nicht zweifelhaft ist. Ein sehr disloziertes Areal hat *M. graminifolia*. Die subsp. *Rosani* findet sich in Sizilien, der Basilicata, den Abruzzen und den Venetianischen Alpen als var. *italica*, im Banat als var. *hungarica*, während die subsp. *clandestina* für die nordwestliche Balkanhalbinsel charakteristisch ist. In Griechenland ist sie durch die zierliche *M. stellata* vertreten. Besonders lehrreich ist die Verbreitung von *M. saxifraga*, die nur noch an einer Stelle im Balkan (subsp. *rumelica*) und am Tmolus in Kleinasien (subsp. *tmolea*) erhalten ist. Durch ihre hohen Schäfte und die großen Blüten fallen schließlich *M. dianthifolia* und *M. Pestalozzae* auf, die erst wenige Male auf den Gebirgen des südlichen Kleinasien und des Taurus gesammelt wurden.

Alsinanthe. Auch die Sektion *Alsinanthe* stellt mit ihren beiden Arten *M. stricta* und *M. Rossii* einen besonderen Typus dar, der keinen Anschluß an andere Sippen findet. Sie ist zwar oft mit *M. biflora* in Verbindung gebracht worden, unterscheidet sich aber von den *Biflorae* wie überhaupt von den *Spectabiles* durch die völlige Kahlheit, die sehr verlängerten Blütenstiele, spitze dünnervige Kelchblätter, den eiförmigen Kelch und ebensolche oder kugelige Kapseln. Eigentümlich ist, daß die Blüten sich trotz der kurzen Petalen nie spreizend öffnen. Als Ausgangspunkt der Sektion sind die südsibirischen Gebirge und die Beringsmeerländer anzusehen. Von hier ist *M. stricta* während der Eiszeit westwärts gewandert und ist über Skandinavien nach Irland, Grönland und Labrador vorgedrungen, aber auch bis Schottland, Süddeutschland und den Jura gelangt. Im arktischen Nordamerika hat sich dagegen *M. Rossii* besonders ausgebreitet, deren Areal sich von Kamtschatka über die arktischen Inseln und Grönland bis Spitzbergen erstreckt.

Spectabiles. Sehr augenfällig unterscheiden sich die *Spectabiles* von allen anderen *Minuartien.* Sie sind nicht nur durch ihre sehr großen Blüten, sondern besonders durch den zylindrischen, aus linealischen, stumpfen Sepalen gebildeten Kelch, über den sich zur Blütezeit die breiten Petalen neigen, wohl umgrenzt. Sie waren ebenso wie die *Acutiflorae* im Tertiär in der borealen Zone von Europa bis in die südsibirischen Gebirge verbreitet. Aber während sich bei jenen im Westen und Osten keine besonderen Sippen herausgebildet haben, war das bei den *Spectabiles* schon frühzeitig der Fall. In Asien entwickelten sich Gruppen von meist niederen Arten, mit ein- bis wenigblütigen Stengeln und etwas fleischigen Blättern, die *Biflorae* und *Laricinae.* Letztere unterscheiden sich von den *Biflorae* durch den Besitz langer spitzer Haare und von Samen, deren Rücken mit einem Kranz langer Papillen besetzt ist. Von den drei Arten ist *M. laricina,* die noch einige Beziehungen zu den alpinen *Laricifoliae* hat, auf das Amurland und Korea beschränkt, während *M. macrocarpa* ihr Hauptverbreitungsgebiet im arktischen Sibirien vom Ural bis zum Mackenzie hat, sie findet sich aber auch in Dahurien und Japan. *M. imbricata* ist dem Kaukasus endemisch und hierher wohl erst im Diluvium gelangt. Von den *Biflorae* sind *M. biflora* und *arctica* in den sibirischen Gebirgen heimisch und ziemlich weit nach Süden vorgedrungen. Sonst deckt sich das Areal der letztgenannten mit dem von *M. macrocarpa,* während *M. biflora* zirkumpolar verbreitet und auch bis in die Alpen gelangt ist. *M. obtusa,* die die Rocky Mountains und einige Berge Ostamerikas bewohnt, zeugt dafür, daß die *Biflorae* schon im Tertiär die Beringstraße überschritten hatten. Die Gruppe der *Caucasicae,* die durch dichtrasigen Wuchs und rosettig gedrängte breitere Blätter ausgezeichnet und als ursprünglicher anzusehen ist, hat sich mit zwei Arten (*M. caucasica* und *M. aizoides*) im östlichen Kleinasien, Armenien und dem Kaukasus erhalten. Die mit roten Petalen ausgestattete *M. Labillardierei* (§ *Labillardiereae*) bewohnt als konservativer Endemit den Libanon. Die fünf Arten der *Laricifoliae* stehen sich ziemlich nahe. Die auf Kreta heimische *M. Wettsteinii* vermittelt den Übergang zu den *Labillardiereae.* Die nördliche Balkanhalbinsel hat zwei Arten, im Osten *M. Garckeana,* die auch auf dem Ida in Kleinasien vorkommt, und im Westen *M. Baldacci.* *M. laricifolia* ist in drei Unterarten von den Westkarpathen und Ostalpen (subsp. *Kitaibelii*) durch Tirol und die Westalpen (subsp. *striata*) bis ins zentralfranzösische Bergland, die Pyrenäen und nach Spanien (subsp. *Diomedis*) verbreitet, während *M. capillacea* mit Unterbrechungen die Alpen im Süden und Westen umgürtet.

Cherleria. Vielleicht ist die Sektion der *Cherleria* als europäische Parallelentwicklung zu den südsibirischen *Biflorae* aufzufassen, denn apetale Exemplare von *M. biflora* werden der *M. sedoides* habituell sehr ähnlich. Aber in ihrem polsterigen Wuchs, den dreischneidigen Blättern, den kleinen

ur Blütezeit sternförmig spreizenden Kelchen und den geteilten Staminal-
lrüsen zeigt sie doch eine Sonderstellung. Sie besiedelt die ganze Kette
ler südeuropäischen Gebirge von den Karpathen bis zu den Pyrenäen und
indet sich ferner noch in Schottland.

Kurze Zusammenfassung.

Fassen wir das Vorhergehende in wenige Worte zusammen, so können wir etwa folgendes feststellen. In Amerika haben sich mehrere alte, noch auf andere Gattungen hinweisende Arten erhalten, während es zur Bildung größerer Formenkreise kaum gekommen ist. Auch hat von hier aus, mit Ausnahme der *M. peploides*, keine Art eine weitere Verbreitung erlangt. Aber auch die sekundären — meist diluvialen — Zugänge aus Nordostasien und Nordwesteuropa sind gering und machen sich fast ausschließlich in der Arktis bemerkbar. Überhaupt ist die postglaziale Besiedelung der Arktis im wesentlichen von den südsibirischen Gebirgen her, in denen sich auch nur wenige Gruppen entwickelt haben, erfolgt, nur *M. verna* ist möglicherweise auch von den Alpen nach Norden gewandert. Bemerkenswert ist das völlige Fehlen der Gattung im gemäßigten Zentral- und Ostasien, wenn wir von *M. laricina* absehen, die vom Amurland bis Korea verbreitet ist. Außerdem hat Japan einige Glazialpflanzen erhalten. Das Hauptentwicklungsgebiet von *Minuartia* ist das Mittelmeergebiet in seiner ganzen Ausdehnung mit Einschluß der hohen Gebirgszüge an der Nordgrenze. Nach Osten gehen manche der Sektionen bis in den westlichen Himalaya und in die südsibirischen Gebirge. *Sabulina* erscheint zudem wieder im pazifischen Nordamerika. Im Mediterraneum bildeten sich bereits im Tertiär artenreiche Gruppen heraus und zwar sowohl in der Ebene — besonders in der Steppe — und der montanen Region wie auch in den Hochgebirgen. Von diesen Gruppen sind heute nur noch Reste mit weit dislozierten Arealen erhalten. In anderen Gruppen machte sich dagegen erst im späten Tertiär und im Postglazial eine Spaltung bemerkbar, die oft zu sehr formenreichen Sippen führte. Von den tropischen Gebirgen beherbergen als einzige die abyssinischen und südwestarabischen eine Art, die mit den mediterranen in engstem Zusammenhang steht (*M. filifolia*). Die südliche Hemisphäre birgt nur zwei Arten und zwar die in Chile endemische *M. minuta* und ferner *M. peploides* in Patagonien.

Aus den oben dargelegten Gründen ergibt sich nunmehr folgende Anordnung der Sektionen.

Dispostio sectionum.

A. Stamina uniseriata, epipetala nunquam petalorum unguiculo affixa.

a. Cotyledones incumbentes. Petala alba (in M. Labillardierei tantum rosea).

α. Semina late scarioso-marginata, discoidea. Glandulae staminum exteriorum valde elongatae, apice margine hyalino foveam nectarigeram introrsam cingente obsitae, media faciei interioris stamen ferentes. Sect. 1. *Greniera*

β. Semina nunquam discoidea, varia forma, dorso plana vel saepius convexa rarius concava. Glandulae breviores, subglobosae vel subquadratae et deinde stamine terminatae aut apice bipartitae et deinde stamen in vallecula ferentes.

I. Folia ovata vel oblonga, 5—10 mm lata. Semina pyriformia apice radiculari rostellata, facie umbilicali cochleariformi-exsculpta, 3—4 mm diametientia . . . . Sect. 2. *Honckenya*

II. Folia linearia, subulata vel setacea, rarius lanceolata 5 mm latitudine nunquam attingentia. Semina ± reniformia, rarius usque 2,5 mm lata.

1. Calyx fructifer et valvulae stellatim patentes. Caules ± quadrangulares. Semina verrucosa. Sect. 3. *Hymenella*

2. Calyx fructifer sepalis erectis. Caules teretes vel subteretes.

* Herbae annuae vel biennes, petalis ± emarginatis calyce duplo longioribus, sepalis inconspicue et reticulatim nervosis in anthesi erectis. Folia uni- vel subtrinervia tenuia vel ± carnosula. Semina daedaleo rugulosa vel echinata. Species Americae borealis orientalis . . . . Sect. 4. *Uninerviae*

** Suffrutices, herbae perennes vel annuae et deinde petala calyce breviora rarius paullum longiora, rarissime subemarginatae (in speciebus annuis nunquam).

† Sepala acuta vel acuminata rarius ovato-obtusa. Calyx ovoideus vel urceolatus.

○ Folia recurvata, nervo mediano valde incrassato rigida, foliorum fascicula patentia. Semina daedaleo rugulosa vel regulariter areolata. Species Americae borealis . . . . Sect. 5. *Sclerophylla*

○○ Folia ramorum sterilium fasciculatim convergentia, saltem si sunt incrassata, interdum in speciebus mediterraneis patentia et deinde tenuiora.

△ Petala sepalis longiora, sepala in anthesi erecta, vel petala sepalis bre-

viora et deinde sepala in anthesi patentia.

□ Annuae sepalis 1—3 nerviis, vel perennes sepalis 1-nerviis rarius 3-nerviis et deinde calyx basi induratus. Semina rugulosa vel echinata.

× Calyx basi haud induratus. Sepala trinervia . . . . Sect. 6. *Sabulina*

×× Calyx basi valde induratus, sepala trinervia vel saepius 1-nervia late coriaceo albo-marginata, stria media viridi picta . . . Sect. 7. *Euminuartia*

□□ Perennes sepalis 5—7 nerviis. Calyx basi haud induratus.

× Folia lineari-subulata vel setacea, sepala in anthesi patentia. Semina minutiuscule rugulosa vel muricata . . . . Sect. 8. *Tryphane*

×× Folia lanceolata vel lineari-lanceolata. Sepala in anthesi erecta vel subpatentia. Semina fimbriato-cristata.

| Flores pentameri. . . . . . Sect. 9. *Lanceolatae*

|| Flores tetrameri . . . . . . Sect. 10. *Somerauera*

□□□ Perennes sepalis 3-nerviis. Calyx basi haud induratus. Semina rugulosa vel echinata.

× Sepala acuminata in anthesi erecta. Petala obovato-oblonga, sepalis dimidio vel duplo longiora . . . . Sect. 11. *Acutiflorae*

×× Sepala acuta in anthesi patentia, petala ovata, basi unguiculata, sepalis aequilonga vel saepius breviora . . . . . . Sect. 12. *Polymechana*

△△ Petala sepalis breviora, sepala in anthesi erecta. Herbae perennes glaberrimae, foliis uninerviis, pedicellis elongatis. Semina daedaleo rugulosa. . . . . Sect. 13. *Alsinanthe*

†† Sepala linearia obtusissima. Calyx cylindricus.

○ Petala calyce longiora plerumque spectabiles. Sepala in anthesi erecta. Glandulae subglobosae vel minutiuscule emarginatae. Folia plana vel subteretia Sect. 14. *Spectabiles*

○○ Petala filiformia calyce breviora vel saepius nulla. Sepala in anthesi patentia. Glandulae profunde bipartitae. Folia ± trigona . . . . Sect. 15. *Cherleria*

b. Cotyledones accumbentes. Petala rosea. Herbae annuae foliis uninerviis rigidissimis acuminatis. Semina serialiter rugulosa, dorso subcanaliculata . . . . Sect. 16. *Spergella*

B. Stamina biseriata, epipetala cum unguiculo petalorum toro affixa et deinde margine tori concavi insita. Cotyledones accumbentes. Petala rosea vel alba. Semina minutiuscule serialiter rugulosa, subcompressa, dorso canaliculata . . Sect. 17. *Psammophilae*

Anhangsweise seien noch die Diagnosen der bereits (ENGLER, Bot. Jahrb. LVII. [1921] Beibl. 126, S. 30 u. 33) angeführten neuen Arten gegeben.

Minuartia Engleri Mattf. sp. nov.; nom. l. c. p. 30. — Suffrutex multicaulis, dense pulvinatim (rarius laxius) caespitosa; turiones brevissimi, dense rosulatim foliati, rarius elongati et laxius patentim foliati. Folia setaceo-subulata, 1—1,5 cm longa, basi dilatata 1 mm lata, apice subtus convexa supra canaliculata, acutiuscula, trinervia, glabra, persistentia, emarcida ramos vetustiores investientia. Rami floriferi erecti 5—8 cm longi, pluri-(usque 8-)flori, glandulosi. Calyx ovatus, basi ± truncatus, haud gibbosus. Sepala ca. 6 mm longa, ovato-lanceolata, acuta, anguste hyalino-marginata, conspicue 5—7 nervia. Petala sepalis breviora, 4—5 mm longa, late ovata, basi subito in unguem brevem contractata. Stamina saepius 10, glandulae exteriorum apice dilatatae, quadrangulares. Capsula ovoidea, calyce brevior. Semina 1—1,5 mm diametientia, dorso et faciebus aequaliter minutiuscule rugulosa.

Süditalien. Lucania, Basilicata: locis rupestribus, arenosis montis Serino prope Lagonegro solo schist. quarz. 2100 m s. m. 14. Juli 1877. Huter, Porta et Rigo It. Ital. III. n. 458 pro *Alsine recurva*.

Diese Art ist pflanzengeographisch von Interesse; sie ist aufzufassen als ein Rest der Urform der *hirsuta—recurva*-Gruppe der Sektion *Tryphane*, der in Süditalien als Relikt eine gesonderte Entwicklung genommen hat. — HANDEL-MAZZETTI (Ann. K. K. Hofm. Wien XXIII. [1909] p. 153) wies darauf hin, daß sie vielleicht mit der griechischen *M. eurytanica* identifiziert werden könnte. Zweifelsohne stellt sie eine Parallelentwicklung zu letzterer dar, ist aber doch von ihr so verschieden, daß sie als gute Art aufgefaßt werden muß. In der Wuchsform nimmt sie eine Sonderstellung in der Sektion ein und nähert sich darin der *M. graminifolia*. Von *M. eurytanica* unterscheidet sie außer dem dichtrasigen Wuchs die drüsige Behaarung der Blütenstiele und Kelche, die breiteiförmigen an der Basis plötzlich in einen Nagel verschmälerten Blumenblätter, die deutlich 5—7-nervigen Kelchblätter, die bei *M. eurytanica* nur von einem dicken Mittelnerv bis zur Spite durchzogen werden, die nicht höckerige Kelchbasis. *M. eurytanica* hat niederliegende Triebe, deren Blätter zu gekrümmten Büscheln zusammenneigen. Ebenso ist sie aber auch von *M. recurva* subsp. *iuressii* (= *M. condensata* Hand.-Mzt.), die von den Sammlern vom gleichen Standort ausgegeben wurde, verschieden: durch Wuchs, Blattform, -haltung und -dauer.

2. **Minuartia Wettsteinii** (Dörfl. ined.) Mattf. sp. nov.; nom. l. c. p. 33. — *Alsine Wettsteinii* Dörfl. in sched. hb. Halacsyi. — Suffrutex, laxe caespitosa, omnibus partibus glaberrima; caudiculi prostrati, adscendentes, laxe foliati, axillis fasciculiferi, fasciculi foliorum obconici, 1 cm vix attingentes; caules floriferi elongati, adscendentes, laxe et appresse foliati,

usque 15 cm alti, in dichasium 4—8 florum exeuntes. Folia glaucovirentia, 0,5—1 cm longa, subulata, nervo mediano valde prominente semiteretia, supra canaliculata, apice cymbiformia, obtusa, margine basali scabriuscula, basi subtrinervia. Calyx cylindricus, in pedicellum attenuatus. Sepala oblongo-linearia, obtusissima, 3,5 mm tantum longa, 1,5 mm lata, trinervia, nervis lateralibus sub apice evanescentibus. Petala oblonga, calycem vix excedentia, 4 mm longa, 1,5—2 mm lata. Stamina 10, petalis aequilonga, exteriorum glandulae elongatae, apice dilatata fere quadratae, apice et superficie dorsali dense papillis obsitae. Capsula ovoideo-conica, calycem dimidio fere superans, 5—6 mm longa, 3,5 mm lata, oligosperma. Semina pro ratione maxima, 2—2,5 mm diametientia, compresso-reniformia, dorso fimbriato-cristata.

Kreta: Felsritzen in der Gipfelregion (1400 m) des Aphendi Kavusi bei Hierapetra. Dörfler It. Creticum 1904, n. 1048.

Für das Verständnis der Genetik der Sektion *Spectabiles* ist die Entdeckung dieser Art von großer Wichtigkeit, denn sie verbindet sowohl in morphologischer wie in geographischer Hinsicht die *Laricifoliae* mit den *Labillardiereae*; wegen des gleichen Blütenbaues zu ersteren gehörig, ähnelt sie letzteren mehr in der Wuchsform. Zudem hat sie — ein konservativerer Endemit Kretas — soviel Eigenheiten entwickelt, daß man sie ohne Zwang zu einer besonderen Gruppe erheben könnte: die völlige Kahlheit, die eigenartigen Staminaldrüsen, die nur in der ihr ganz fern stehenden *M. moehringioides* (Sect. *Hymenella*) Mexikos ein Analogon haben, die sowohl im Verhältnis zur Blütengröße, wie auch verglichen mit den großblütigen Verwandten außerordentlich großen Samen, geben ihr eine Sonderstellung.

Ein neuer Saxifragen-Bastard.

(*Saxifraga cuneifolia* × *rotundifolia*.)

Von

A. Engler.

Saxifraga cuneifolia × rotundifolia Engl. — × *S. Mattfeldii* Engl. — 2 dm alta. Foliorum basalium petiolus circ. 2 cm longus, lamina subreniformis basi truncata, 9-crenata, circ. 1,5 cm lata, 1,2 cm longa, folium caulinum breviter petiolatum late cuneatum, 5-dentatum. Inflorescentia paniculata 1,2 dm longa, bracteis inferioribus 2 cuneatis 3-dentatis, reliquis lanceolatis, internodiis circ. 2 cm longis, ramis floriferis infimis 4,5 cm longis, superioribus brevioribus, omnibus bifloris. Petala oblonga 3,5 mm longa, 1 mm lata, alba, inferne purpureo-punctata.

Kärnthen, bei Hermagor im feuchten Fichten-Buchenmischwald am Schwarzwipfel am Weg zum Gartnerkofel auf Kalk um 1400—1500 m zwischen den Eltern von Dr. Mattfeld Mitte Juli 1921 aufgefunden.
